ȘTIINȚA ȘI TEHNICA PENTRU TOȚI

SERIA AGRICULTURA

ATANASIU LUCIAN • POLESCU LUCIA

Lumina și înflorirea plantelor



Ştiinţa şi tehnica pentru toţi
Seria Agricultura

AL/29

COLECȚIA „ȘTIINȚA ȘI TEHNICA PENTRU TOȚI"
Seria Agricultură
Apare sub egida
CONSILIULUI NAȚIONAL
AL
FRONTULUI DEMOCRAȚIEI ȘI UNITĂȚII SOCIALISTE

ATANASIU LUCIAN • POLESCU LUCIA

LUMINA ȘI ÎNFLORIREA PLANTELOR



EDITURA CERES
București, 1982

Coperta: EUGEN KERRY

INTRODUCERE

Încă de la începutul dezvoltării sale, planta este asaltată de factorii externi, fiind influențată și modelată de aceștia. În general, aceste influențe se limitează la modificarea organismului izolat, fără a fi modificată substanța ereditară. Totuși, în urma influenței de lungă durată a factorilor mediului asupra plantei apar unele modificări ce se transmit ereditar, cum sînt modificările privind structura, capacitatea de adaptare la anumite condiții, schimbul de substanțe care nu prezintă numai interes științific, ci pot avea și o importanță economică deosebită.

Care sînt factorii mediului care acționează asupra plantei? Cu cît ne ocupăm mai insistent de această problemă, cu atît vom ajunge mai mult la convingerea că trebuie să socotim ca factori ai mediului absolut toate influențele care sînt recepționate de plantă din primul minut al dezvoltării ei, pînă la moarte. Cît de eficace, de importante și de necesare sînt condițiile de mediu pentru dezvoltarea normală și prosperă a plantei, vom afla din cele ce urmează.

Aprovizionarea cu substanțe nutritive are o importanță esențială pentru dezvoltarea plantei, con-

stituind premisa dezvoltării. Cum ar putea plantula să se transforme într-o plantă mare, înfloritoare, dacă nu ar fi asigurate condiţii corespunzătoare de nutriţie? Lipsa unui singur element poate avea ca urmare o inhibiţie a dezvoltării plantei, în urma căreia ea nu înfloreşte, nu produce destule proteine sau nu poate asimila în suficientă măsură.

Este de la sine înţeles că factorii mediului nu pot fi separaţi. Aşa de exemplu, asigurarea aprovizionării cu apă depinde în mod esenţial de însuşirea solului de a lega apa, cît şi de nivelul corespunzător al precipitaţiilor căzute.

Aerul este şi el un factor al mediului şi, fireşte, nu cel mai puţin însemnat. Însuşi faptul că planta îşi procură din aer cea mai importantă substanţă nutritivă şi anume carbonul, face ca acesta să devină unul dintre componenţii cei mai însemnaţi ai mediului plantelor. În plus, aerul în mişcare, vîntul, favorizează nu numai transpiraţia şi deci schimbul de substanţe din plantă, ci şi dezvoltarea plantei, modelîndu-i forma.

Temperatura este, desigur, un alt factor esenţial al mediului. Ştim în ce măsură depind de temperatură transpiraţia, respiraţia şi alte fenomene vitale ale plantei. Cum s-ar putea dezvolta planta matură, cu flori din sămînţă şi cum ar putea să producă toate organele tipice fiecărei specii, dacă schimbul de substanţe, aprovizionarea cu apă şi toate celelalte fenomene vitale nu s-ar putea desfăsura! Tocmai de aceea, temperatura în care trebuie să trăiască planta are o importanţă extraordinară. Toate plantele au însă ca trăsătură comună faptul că se dezvoltă numai între anumite limite de temperatură, specifice lor. Pentru fiecare specie, atît temperatura cea mai scăzută la care mai poate supravieţui planta — temperatura minimă — cît şi temperatura cea mai ridicată posibilă — temperatura maximă — sînt diferite. La fel şi temperatura cea mai favorabilă, temperatura optimă, este tipică şi caracteristică pentru fiecare plantă.

După cum se ştie, nu poate fi imaginată nici o manifestare vitală, fără participarea apei. Într-un fel sau altul, apa participă totdeauna în procesele biologice, de aceea ea este socotită pe drept cuvînt ca fiind baza întregii vieţi de pe glob.

Mai există şi variate „unde" şi radiaţii ale căror influenţe asupra corpului viu sînt foarte diferite. Sunetul este cu atît mai înalt, cu cît lungimea de undă este mai scurtă. Ultrasunetele îşi au şi ele importanţa lor, influenţînd nu numai animalele, ci şi plantele.

Dar pentru plantă sînt mult mai importante radiaţiile electromagnetice, care se deosebesc prin lungimile lor de undă. Spectrul radiaţiilor se întinde începînd de la radiaţia cosmică, a cărei lungime de undă este extrem de mică, pînă la curentul alternativ ce ne furnizează căldură şi lumină.

Lumina este, în mod cert, unul din factorii ecologici cei mai importanţi pentru dezvoltarea plantelor.

Este uşor de observat că o plantă verde, lipsită de rezerve organice, nu creşte la întuneric şi că lumina este esenţială pentru aceasta.

Totuşi, în mod surprinzător, abia în 1770, medicul olandez J a n I n g e n h o u s z, a recunoscut importanţa luminii în fotosinteză (asimilarea bioxidului de carbon de către plantele verzi cu ajutorul luminii).

Mai înainte însă ca o plantă să reacţioneze faţă de lumină, este necesar ca aceasta să fie absorbită de organele plantei. Acest fapt se realizează cu

ajutorul unor pigmenţi capabili să absoarbă radiaţiile luminii.

Absorbţia luminii de către o moleculă a unei substanţe, urmată de o serie de reacţii chimice conduce la un răspuns general al plantei, care poate fi definit ca un proces fotobiologic.

Multe din procesele fotobiologice care se petrec în plante cu participarea luminii au fost intens studiate, iar în unele cazuri, au fost izolaţi şi caracterizaţi chiar unii constituenţi individuali.

În lucrarea de faţă se tratează numai unul dintre procesele fotobiologice şi anume fotoperiodismul.

Cunoaşterea modului de reglare a înfloririi este de o mare importanţă economică, nu numai pentru producerea de flori, ci şi pentru a putea opri plantele să-şi risipească energia necesară înfloririi, atunci cînd dorim să obţinem de la acestea frunzele (spanac, tutun), sau părţile subterane (sfecla de zahăr, cartof).

Fenomenele legate de rolul luminii în înflorire sînt cercetate astăzi în laboratoare de mare complexitate (fitotroane), dotate cu echipamente care permit realizarea celor mai diferite condiţii hidrice, de lumină, temperatură. Dintre tipurile cele mai complete de fitotron amintim pe cele din Statele Unite ale Americii, Uniunea Sovietică şi Franţa. Un asemenea fitotron funcţionează şi în ţara noastră, în cadrul Institutului de cercetări pentru cereale şi plante tehnice (I.C.C.P.T.-Fundulea).

Încă de la descoperirea sa şi pînă astăzi, progresele realizate în domeniul fotoperiodismului au deschis calea unor aplicaţii cu importanţă deosebită în agricultură şi horticultură, iar perspectivele depăşesc cu mult realizările actuale.

ROLUL LUMINII ÎN DEZVOLTAREA PLANTELOR

Lumina reprezintă sursa fundamentală de energie care, direct sau indirect, pune în mişcare toate sistemele vii. Viaţa fără energia radiantă a luminii solare ar fi imposibilă.

Lumina este totodată cea mai cunoscută şi cea mai importantă radiaţie electromagnetică, indispensabilă vieţii pe pămînt. Este vorba de acele radiaţii a căror lungime de undă este situată între 400 şi 700 nanometri şi care sînt vizibile pentru ochiul nostru. Importanţa lor pentru viaţa plantei, deci şi pentru dezvoltarea acesteia ne este binecunoscută. Ştim ce importantă este lumina pentru fenomenul vital de bază, asimilaţia bioxidului de carbon, pentru sintetizarea substanţelor organice specifice. În plus, lumina reprezintă principala sursă de energie, de care depinde nu numai viaţa plantei, ci a oricărei fiinţe vii. Lumina este necesară pentru o creştere normală, pentru formarea de ţesuturi normale. O cauză a căderii cerealelor este tocmai lumina mai slabă din partea de jos a tulpinii. Starea protoplasmei, permeabilitatea, etc., sînt influenţate direct de lumină; de asemenea, închiderea şi deschiderea stomatelor.

Lumina mai exercită o influență puternică asupra dezvoltării plantei. Cunoaștem cu toții aspectul pe care îl au cartofii depozitați în pivniță. Ei dau lăstari lungi și decolorați, prevăzuți cu frunzulițe mici, care se deosebesc esențial de lăstarii produși de cartof în condiții normale. (Fig. 1). Ce factori au provocat aceste deosebiri? Am putea presupune drept cauză a deosebirilor faptul că unul din tuberculi a fost însămînțat în sol, iar celălalt nu, deci aceste deosebiri ar putea fi atribuite raporturilor de nutriție. Am comite o mare greșeală. Chiar dacă ar fi fost puși în pămînt, cartofii ar fi produs lăstari la fel de lungi, la fel de decolorați și cu frunzulițe la fel de mici. Deci aceste deosebiri nu pot fi

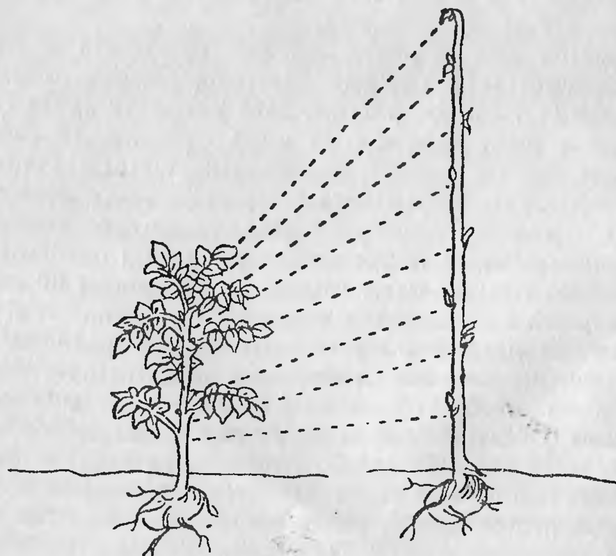


Fig. 1 — Influența luminii asupra creșterii plantei de cartof.

puse pe seama raporturilor de nutriție, cu atît mai mult, cu cît tuberculul de cartof dispune de rezerve bogate de substanțe nutritive care asigură dezvoltarea inițială a plantei. Temperatura nu poate fi luată nici ea în considerare; rezultă că lumina este aceea care produce aceste diferențe.

Ce deosebiri se pot constata între cele două plante de experiență? Fiind slab luminate, plantele crescute în pivniță produc numai frunzulițe mici, în schimb planta din cîmp, care a crescut la lumină prezintă aspectul cunoscut al plantei de cartof cu frunziș bogat. Este evident că lumina favorizează formarea frunzelor. Dar nu numai atît: culoarea tulpinilor și a frunzelor este de asemenea diferită. Planta din pivniță este etiolată, cu aspect nesănătos, în schimb planta din cîmp suculentă și verde — prezintă aspectul obișnuit al unei tufe normale de cartof. De aici se poate deduce că lumina nu face posibilă numai asimilarea bioxidului de carbon, ci ea este indispensabilă pentru formarea clorofilei.

Pe lîngă aceste influențe favorabile asupra formării frunzelor și a clorofilei, lumina are și un efect inhibitor. Astfel, tulpinile produse de tuberculul de cartof sînt cu atît mai scurte cu cît iluminarea a fost mai puternică. Cel ce privește cu atenție asemenea plante observă că distanțele dintre frunzele tulpinale, așa numitele internodii, sînt mult mai mari la planta crescută în pivniță decît la cea din cîmp. Deci, etiolarea tulpinilor se produce numai cînd iluminarea este insuficientă. Cantități suficiente de lumină împiedică etiolarea. Prin urmare, creșterea în lungime, fenomen esențial pentru dezvoltarea plantelor, este cu atît mai slabă, cu cît iluminarea plantei este mai puternică. Deducem de aici că plantele cresc și în lipsă de lu-

mină, numai că plantele ținute prea mult timp la întuneric au o creștere anormală, sînt etiolate, lipsite de țesuturi mecanice și în general cu o slabă diferențiere a țesuturilor. Celulele sînt bogate în apă și au pereții subțiri. O creștere normală are loc numai într-un regim normal de lumină și întuneric în cursul unei zile.

Lumina are o acțiune directă și indirectă asupra creșterii. Indirect lumina influențează prin procesul de fotosinteză, prin care se asigură substanțele nutritive necesare constituirii de noi celule. Lumina influențează în mod indirect și prin schimbarea direcției de circulație a asimilatelor în corpul plantelor. Migrarea substanțelor produse în frunză se realizează cu precădere la o lumină mai intensă. În regim de zi scurtă, asimilatele migrează spre rădăcini, iar în zi lungă, spre mugurii terminali ai lăstarilor. De aceea, în zi scurtă crește mai mult aparatul radicular, iar la zi lungă aparatul foliar.

Influența directă a luminii asupra creșterii plantelor constă îndeosebi în parcurgerea mai rapidă a etapelor de creștere și în special a alungirii. În schimbarea formei sînt mai active radiațiile albastre și violete, cele roșii avînd o influență mai slabă. Razele roșii favorizează germinația semințelor, dar nu și creșterea normală a tulpinilor, care cresc lungi și subțiri. Acțiunea razelor roșii este anulată de radiațiile infraroșii.

Știm că lumina „albă" nu este omogenă, fiind compusă din diferite feluri de lumină, fiecare fel avînd altă lungime de undă (între 0,400 și 0,700 milimetri). Ochiul nostru le percepe fiind colorate diferit. Însumate, apar însă ca lumină albă. Acest fapt este valabil numai pentru lumina solară, care reprezintă un amestec precis, echilibrat al tuturor felurilor de lumină. Lipsa unui fel de lumină, sau

intensitatea ei prea mică face ca lumina să apară colorată.

Lumina solară poate fi „descompusă" cu ajutorul unei prisme. În acest caz, diferitele feluri de lumină, de diferite culori, apar unele lîngă altele sub forma unei benzi multicolore, care poartă numele de spectru, de exemplu spectrul luminii solare. Felurile de lumină care apar în acest mod se numesc culori spectrale. Spectrul luminii solare se întinde de la roșu, galben, verde și albastru pînă la violet. Acesta este însă numai o parte a luminii solare, cea vizibilă, la care se adaugă la ambele extremități ale spectrului, culori invizibile pentru ochiul nostru: la o extremitate se află infraroșul, iar la cealaltă ultravioletul. (Fig. 2) Cercetările

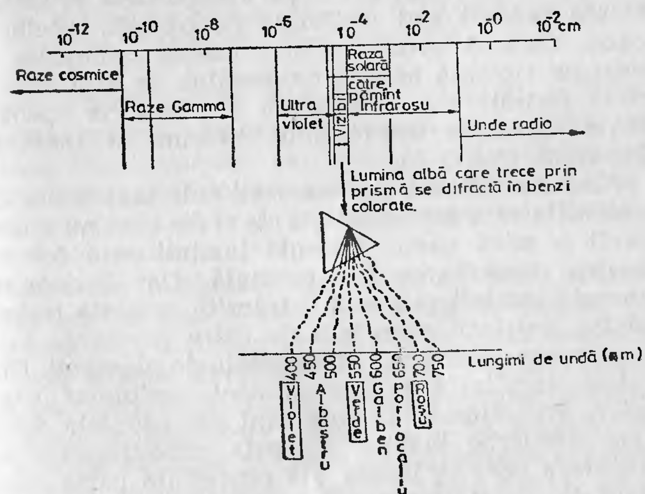


Fig. 2 — Spectrul radiațiilor electromagnetice (după D. O. Hall și K. K. Rao, 1977)

efectuate pentru a cunoaşte importanţa fiecărei culori spectrale pentru plantă au arătat că toate pot să producă fotosinteza, adică să asigure asimilarea bioxidului de carbon. Verdele însă, are o influenţă mai puţin favorabilă, în schimb acţiunea roşului este cea mai puternică. Ultravioletul exercită cea mai intensă inhibare a creşterii în lungime. Aceasta reiese spre exemplu din talia mică a plantelor de munte, care sînt supuse unei iradieri cu raze ultraviolete, faţă de talia plantelor de cîmpie. Dacă plantele de munte sînt crescute în cîmpie, ele vor fi mai mari decît plantele rămase la munte. Lampa cu vapori de mercur ar putea avea o acţiune asemănătoare.

Din fericire, cea mai mare parte a radiaţiilor este absorbită de atmosferă şi nu ajunge pînă la plante. Unele radiaţii sînt absorbite de oxigen, altele de ozon. Ozonul, produs prin acţiunea radiaţiilor cu energie ridicată asupra oxigenului, se află într-un strat distinct din stratosferă şi absoarbe aproape toate radiaţiile ultraviolete, precum şi radiaţiile infraroşii (fig. 2. a).

Plantele reflectă sau transmit cele mai multe din radiaţiile care ajung pînă la ele şi din care nu absorb decît o mică parte. Energia luminii este folosită pentru dezvoltarea lor normală. Dar înainte ca energia luminii să poată fi folosită, aceasta trebuie să fie mai întîi absorbită de către substanţe fotoreceptoare, cunoscute sub numele de pigmenţi. Clorofila, localizată în cloroplastele celulelor plantelor, este pigmentul dominant din plantele verzi, care absoarbe lumina. Aceasta condiţionează fotosinteza care în lumea vie reprezintă calea esenţială de transformare a energiei luminii în energie chimică. În domeniul dezvoltării plantelor, există un alt pigment care absoarbe de asemenea în ra-

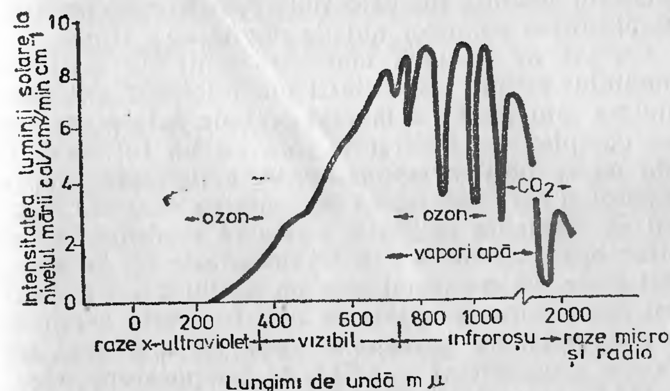


Fig. 2 *a* — Spectrul electromagnetic cel mai semnificativ pentru reacţiile biologice, care arată zonele de maximă absorbţie a vaporilor de apă, ozonului şi bioxidului de carbon (după M. Treshow, 1970)

diaţia vizibilă. Este fitocromul prezent în citoplasma tuturor plantelor şi responsabil pentru reglarea unor procese ca: germinarea seminţelor, dezvoltarea rădăcinilor, creşterea lăstarilor, formarea tuberculilor şi a bulbilor, repausul, înflorirea şi colorarea fructelor.

Radiaţiile luminoase sînt deci de mare importanţă pentru plante. Dar nu trebuie să trecem cu vederea nici acţiunea pe care o exercită celelalte radiaţii asupra dezvoltării plantei. Fiecare dintre noi cunoaşte cu siguranţă razele roentgen a căror lungime de undă este foarte mică. Se înţelege că în condiţii naturale, plantele nu sînt supuse aproape niciodată razelor roentgen. Cercetătorul le foloseşte însă şi obţine uneori cu ajutorul lor modificări importante, ce schimbă dezvoltarea plantelor.

Această metodă nu este nouă; ea a contribuit la ameliorarea soiurilor noi de plante de cultură.

Cu cît ne ocupăm mai amănunţit de acţiunea mediului asupra dezvoltării plantelor, cu atît constatăm mai mult că mediul trebuie interpretat ca un complex de diverşi factori, ca un tot alcătuit din multe părţi componente, ce acţionează asupra plantei şi care determină dezvoltarea acesteia. Faptul că influenţa mediului poate să modifice însăşi structura ereditară a plantei dovedeşte cît de esenţial şi de indispensabil este un mediu adecvat pentru dezvoltarea plantei. La ce-i foloseşte seminţei o aprovizionare corespunzătoare cu apă dacă nu există concomitent condiţii de temperatură adecvate? Cum poate să contribuie cea mai bună aprovizionare cu apă şi temperatură optimă la dezvoltarea normală a plantulei dacă lipseşte lumina cu intensitatea şi componenţa corespunzătoare? Fiecare plantă este produsul moştenirii ereditare şi al influenţelor mediului, care sînt la fel de importante.

FOTOPERIODISMUL: DEFINIŢIE, CLASIFICAREA PLANTELOR DUPĂ CERINŢELE LOR FAŢĂ DE LUMINĂ

Sămînţa nu reprezintă numai un mijloc de reproducere, ci în primul rînd, un stadiu de dezvoltare datorită căruia planta poate să reziste, fără a se deteriora, la condiţiile nefavorabile ale mediului (frig, uscăciune, etc.). În afară de aceasta, stadiul de sămînţă face parte din ritmul de dezvoltare al plantei.

Plantele parcurg în timpul dezvoltării lor un anumit număr de stadii diferite, care se succed totdeauna în acelaşi mod. Fiecare din aceste stadii necesită anumite condiţii de mediu, adaptate fazei respective de dezvoltare a plantei. Dacă condiţiile de mediu, în cursul unuia din stadii, nu corespund necesităţilor plantei, aceasta nu se poate dezvolta normal. Deci stadiul iniţial, de dezvoltare a plantei, stadiul parcurs în interiorul seminţei, are o mare importanţă.

Se ştie că dezvoltarea normală a cerealelor de toamnă are loc numai atunci cînd sămînţa este supusă temperaturilor scăzute din sol. Numai în acest mod ele pot înflori la timp şi pot fructifica, dînd o recoltă bună. Dacă cerealele de toamnă vor fi semănate primăvara, ele vor forma doar paie şi frunze, dar nu vor fructifica. Acest fenomen poate

fi evitat dacă materialul de însămînţare va fi umezit şi păstrat un timp la temperaturi joase (iarovizat). Pentru desfăşurarea stadiului iniţial al plantei (în sămînţă), nu este atît de important terenul cît mai ales condiţiile de mediu. Acest stadiu se numeşte stadiu de iarovizare şi se întîlneşte în ciclul de dezvoltare al fiecărei plante. Se înţelege de la sine că perioadele de timp în care se desfăşoară iarovizarea, cît şi amplitudinea influenţei condiţiilor necesare sînt diferite pentru fiecare specie. Factorii nu au nici o influenţă dacă nu acţionează asupra plantei în stadiul de dezvoltare corespunzător.

Importanţa celorlalte stadii de dezvoltare este aceeaşi, chiar dacă felul şi intensitatea factorilor de mediu necesari sînt altele. După stadiul iniţial sau de iarovizare, urmează stadiul de lumină (perioada de dezvoltare în care planta necesită o iluminare abundentă). Dacă în acest răstimp temperatura este prea ridicată se formează plante viguroase cu frunziş bogat, dar care nu fructifică, sau fructifică greu. Dezvoltarea plantei se sfîrşeşte cu stadiul de înflorire şi fructificare. În ultimele două stadii, planta spre deosebire de perioadele anterioare, este mult mai stabilă faţă de factorii de mediu citaţi — temperatura şi lumina.

Fotoperiodismul reprezintă răspunsul plantelor la durata în timp a luminii. Totuşi această definiţie nu trebuie luată în sens absolut. De exemplu, durata perioadei de întuneric poate însemna mult mai mult decît perioada de lumină, iar intensitatea luminii şi calitatea acesteia (lungimea de undă) pot modifica de asemenea răspunsul plantei.

În general, se acceptă totuşi că durata şi ordinea secvenţelor este cea mai importantă în declanşarea reacţiei fotoperiodice.

Plantele reacţionează faţă de perioada de lumină şi întuneric pe o varietate de căi. Înflorirea, creşterea vegetativă, alungirea internodiilor, germinarea semniţelor şi căderea frunzelor, sînt cîteva din reacţiile fotoperiodice descoperite la plante.

Deoarece înflorirea a fost prima reacţie fotoperiodică descoperită şi cel mai mult cercetată, datorită caracterului fascinant al acestui proces, miracol al naturii, ne vom opri în cele ce urmează asupra lui.

Prima experienţă asupra fotoperiodismului a fost efectuată de J. T o u r n o i s (1912), care a constatat că dacă plantele de cînepă sînt cultivate primăvara devreme (deci la fotoperioade scurte de 6 ore) acestea înfloresc, iar dacă sînt cultivate primăvara tîrziu sau vara (deci în fotoperioade lungi), plantele rămîn în fază vegetativă.

Dar prima ipoteză asupra fotoperiodismului a fost elaborată de W. W. G a r n e r şi H. A. A l l a r d (1920) în urma experienţelor făcute pe o varietate gigant de tutun „Maryland Mammoth" varietate poliploidă obţinută de autori.

În toamnă, atunci cînd alte varietăţi înfloresc şi încetează a mai forma frunze noi, acest tutun continua să crească vegetativ pînă la sosirea frigului. Ulterior planta a fost mutată în seră la o temperatură favorabilă şi s-a constatat apariţia florilor la începutul toamnei şi în iarnă. Plantele tinere semănate tîrziu şi ţinute în seră înfloreau în aceeaşi epocă. Autorii au atribuit apariţia florilor influenţei zilelor scurte şi au verificat aceasta prin alte experienţe.

Mai mult, înflorirea putea fi obţinută şi vara dacă se umbreau plantele acoperindu-le înainte de în-



Fig. 3 — Tutun Maryland Mammoth, stînga: forma vegetativă obținută în zi lungă; dreapta: înflorirea în zi scurtă

serare, ca și cînd li se scurta ziua. Invers, iarna înflorirea putea fi împiedicată dacă se iluminau plantele la sfîrșitul zilei, ca și cînd li se prelungea ziua (fig. 3)

Ca și cînepa studiată de T o u r n o i s, tutunul Maryland Mammoth este o plantă de zi scurtă, sau *nictiperiodică.*

Dimpotrivă, spanacul nu poate înflori decît dacă durata iluminării depășește 13—14 ore. Spanacul este deci plantă de zi lungă sau *hemeroperiodică.*

LATITUDINEA ȘI ÎNFLORIREA

Durata zilei se schimbă cu latitudinea și anotimpurile (cu excepția ecuatorului, unde durata zilei este aproape constantă în tot timpul anului, între 12h 04 și 12h 05).

Ziua cea mai lungă a anului este de 12h 05 la ecuator. În regiunile nordice, durata ei este de 16 h la solstițiul de vară. Ziua cea mai scurtă a anului se micșorează pe măsură ce ne îndepărtăm de ecuator. În emisfera nordică durata ei este de 8 ore la solstițiul de iarnă

Se poate desprinde concluzia că deoarece în regiunile subecuatoriale și în zona dintre tropice, durata zilei nu depășește niciodată 12 h/13 h 30, dar nici nu scade sub 12 h/10 h 30, plantele care trăiesc și înfloresc în aceste locuri nu necesită o fotoperioadă zilnică de peste 13 h 30, dar nici sub 10 h 30.

Pe de altă parte, în zona dintre tropice, exceptînd munții și platourile înalte, temperatura este în mod constant ridicată. Ca urmare plantele din aceste regiuni nu necesită zile lungi, nici temperaturi scăzute pentru a înflori. De aici decurge o a doua concluzie: în afara zonei temperate, unde durata zilei variază între 8—16 ore, temperatura se schimbă în același sens. Deci, în aceste regiuni cînd zilele sînt scurte, temperatura scade. Cînd zilele sînt lungi temperatura este ridicată. Este necesar atunci ca plantele care trăiesc și înfloresc dincolo de zona temperată să fie adaptate la variațiile sezoniere termice și fotoperiodice.

Plantele cresc mai încet cînd temperaturile sînt scăzute, și deseori florile cad din cauza frigului.

Prin urmare, în zona temperată, un mare număr de plante își încheie ciclul de viață cînd temperatura se ridică și durata zilei se mărește, deci, în zona temperată, numeroase plante înfloresc în regim de zi lungă.

Încercările de introducere a speciilor noi, precum și experiențele de laborator au dus la următoarele constatări:

— Dintre speciile zonei dintre tropice care înfloresc la o iluminare zilnică de 10 h 30—13 h 30, unele rămîn în stare vegetativă în condiții de zi lungă continuă (plante de zi scurtă), pe cînd altele înfloresc (plante indiferente).

— Dintre speciile zonei temperate, care înfloresc în condițiile unei fotoperioade zilnice lungi, unele rămîn în stare vegetativă în zi scurtă (plante de zi lungă), pe cînd altele înfloresc (plante indiferente).

— Speciile din zona temperată sînt supuse temperaturilor scăzute și zilelor scurte de iarnă care preced temperaturile ridicate și zilele lungi ale verii.

Posibilitățile de adaptare ale plantelor la mediul de viață sînt multiple: unele nu suportă variațiile sezoniere altele le suportă, iar altora le sînt chiar necesare. Acest comportament ilustrează pe deplin unitatea dintre organism și condițiile sale de viață.

Rezultă că în funcție de răspunsul fotoperiodic, plantele se pot împărți în 3 grupe:

I. **Plante de zi scurtă** sau *nictiperiodice*, la care înflorirea și fructificarea au loc în condițiile scurtării zilei pînă la 8—12 ore, deci fotoperioada este cuprinsă între 8—12 ore. Aceste plante sînt bine reprezentate în regiunile sudice, unde fotoperioadele din timpul verii sînt mai scurte de 8—12 ore. Astfel de plante sînt: tutunul, orezul, soia, fasolea, cînepa, anghinarea, dalia, salvia, *Xanthium pennsylvanicum*. Cultivate în regiuni mai nordice, aceste plante de zi scurtă înfloresc numai toamna, atunci cînd durata zilei se scurtează.

II. **Plante de zi lungă** sau *hemeroperiodice*. Sînt plantele a căror înflorire și fructificare au loc în condițiile unei fotoperioade de pînă la 16—20 ore. Ciclul de dezvoltare al plantelor de zi lungă este parcurs mai repede în regiunile nordice decît în cele sudice. Cităm dintre speciile cele mai comune, grîul, orzul, secara, ovăzul, muștarul, spanacul, ridichea, cartoful, morcovul și sfecla de zahăr.

III. **Plante neutre** la durata zilei și deci insensibile la fotoperioadă, cu condiția însă, ca aceasta să fie suficient de lungă pentru a permite o fotosinteză suficientă elaborării substanțelor organice necesare. Această valoare minimă a fotoperioadei, legată nu de cerințe fotoperiodice, ci de cerințe fotosintetice, constituie *minimul trofic*.

Plantele aparținînd acestei ultime categorii înfloresc și fructifică atît în condițiile de zi lungă, cît și de zi scurtă, sau chiar în lumină continuă (deși în general lumina continuă este nocivă). Exemple: roșiile, floarea-soarelui, unele soiuri de fasole, castravetele, bumbacul, păpădia, liliacul etc.

Plantele folosesc nenumărate mijloace pentru a-și asigura înflorirea la momentul potrivit și în anumite condiții de mediu. Important este însă faptul că toți indivizii aceleiași specii înfloresc simultan, astfel ca posibilitatea și probabilitatea polenizării să fie maxime.

Comportamentul fotoperiodic nu este legat de un anumit grup taxonomic, ci este legat de condi-

țiile mediului înconjurător. Există exemple de moduri contrastante de reacție în cadrul aceleiași specii. Astfel, în cadrul genului *Nicotiana* există atît plante de zi lungă, cît și plante de zi scurtă.

CLASIFICAREA FOTOPERIODICĂ A PLANTELOR

Plante de zi scurtă (P Z S)

Amaranthus caudatus
Andropogon gerardii
Chenopodium album
Chenopodium rubrum
Chrysanthemum indicum
Coffea arabica
Cosmos sulphureus
Impatiens balsamina
Ipomoea batatus
Kalanchoe blossfeldiana
Lemna perpusilla
Oryza sativa
Perilla crispa
Phaseolus vulgaris
Zea mays

Plante de zi lungă (P Z L)

Agropyron smithii
Agrostis palustris
Alopecurus pratensis
Anagallis arvensis
Anethum graveolens
Avena sativa
Dianthus superbus
Festuca elatior
Hyoscyamus niger
Lemna gibba
Lolium italicum
Melilotus alba
Mentha piperita
Nicotiana sylvestris
Oenothera acaulis
Phleum pratense
Phlox paniculata
Raphanus sativus
Sedum spectabile
Rudbeckia speciosa
Sinapis alba
Spinacia oleracea
Trifolium pratense

Plante indiferente

Aloe bulbifera
Bryophyllum crenatum
Cestrum diurnum
Cestrum nocturnum

IMPORTANȚA PERIOADEI DE ÎNTUNERIC ȘI A PERIOADEI DE LUMINĂ

IMPORTANȚA PERIOADEI DE ÎNTUNERIC

În condiții normale, plantele sînt supuse unui ritm de 24 de ore de lumină și întuneric. În condiții experimentale însă, acest ritm poate fi schimbat astfel: 8 ore de lumină cu 8 ore de întuneric, sau 6 ore de lumină cu 16 ore de întuneric.

Supunînd plantele de zi lungă și de zi scurtă la alte cicluri decît cele de 24 de ore, s-a demonstrat că înflorirea plantelor este mai degrabă o reacție la perioada de întuneric decît la cea de lumină. Iată, spre exemplificare, o experiență făcută de Hamner și Bonner cu planta de zi scurtă, *Xanthium pennsylvanicum*. Planta era oprită de a înflori chiar în cazul aplicării unui ciclu fotoinductiv corect (16 ore întuneric + 8 ore lumină) prin întreruperea perioadei de întuneric cu o foarte scurtă iluminare. Dimpotrivă, întreruperea perioadei de lumină cu o perioadă de întuneric, nu avea un efect semnificativ. Cu alte cuvinte, scindarea perioadei lungi de întuneric necesară înfloririi la *Xanthium*, în două perioade mai scurte, determina menținerea plantei în stare vegetativă (fig. 4).

Descoperirea lui Hamner a găsit un suport considerabil în conceptul potrivit căruia perioada de întuneric este perioada critică a ciclului fotoperiodic.

Experimentînd cu soia, soiul Biloxi, o plantă de zi scurtă, același autor a constatat că înflorirea se producea numai cînd plantele erau expuse la perioade de întuneric mai mari de 10 ore, în vreme ce durata fotoperioadei era lipsită de importanță (fig. 5)

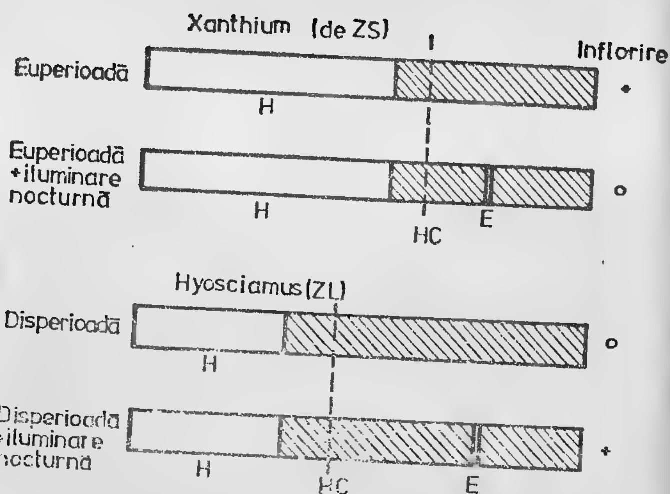


Fig. 4 — Influenţa unei întreruperi a nictiperioadei: *H*, hemeroperioadă; *E*, iluminare nocturnă; *HC*, hemeroperioadă critică (după R. H e l l e r, 1978)

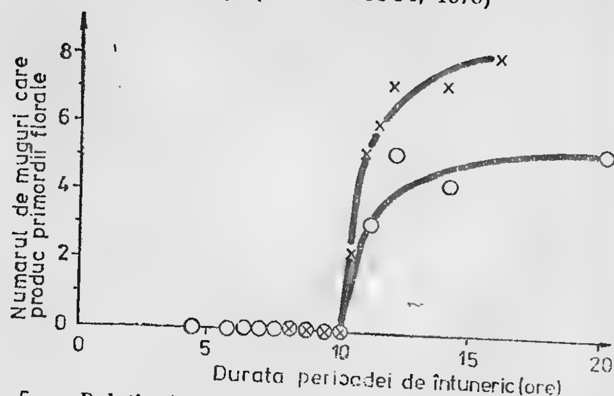


Fig. 5 — Relaţia între durata perioadei de întuneric şi iniţierea primordiilor florale la soia — soiul Biloxi (după K. C. H a m m e r, 1940)

De remarcat, că dintre lungimile de undă, lumina roşie s-a dovedit a fi cea mai eficace.

IMPORTANŢA FOTOPERIOADEI

Cu toate că durata fotoperioadei nu are un efect deosebit asupra inducţiei florale, se pare că există totuşi o influenţă de natură cantitativă. Astfel, s-a pus în evidenţă o creştere a numărului de primordii florale în raport cu lungimea fotoperioadei. Figura anterioară ilustrează faptul că o creştere a perioadei de întuneric peste 12 ore nu mai are nici o influenţă.

În vreme ce durata perioadei de întuneric determină inducerea primordiilor florale, lungimea perioadei de lumină determină numărul acestor primordii.

Reacţia optimă pentru soia (Biloxi) a fost înregistrată la un fotociclu format din 16 ore de întuneric şi 11 ore fotoperioadă. Fotoperioadele mai mari sau mai mici de 11 ore, duc la diferenţierea unui număr mai mic de primordii florale.

După cum se poate observa în figura 6 există un răspuns cantitativ la durata fotoperioadei. Se pune atunci întrebarea: intensitatea luminii are vreo influenţă asupra numărului de primordii florale care se diferenţiază? Răspunsul este greu de dat. Intensitatea luminii ar putea avea un efect indirect, prin influenţa exercitată asupra cantităţii de hidraţi de carbon conduşi în regiunile meristematice, capabile să iniţieze primordiile florale.

H a m n e r a găsit că intensităţi ale luminii sub 10,3 lucşi nu produc înflorirea. Creşterea intensităţii luminii duce apoi la creşterea numărului de flori produse. Utilizînd două fotoperioade (10 h şi 5 h) H a m n e r deduce că fotoperioada mai

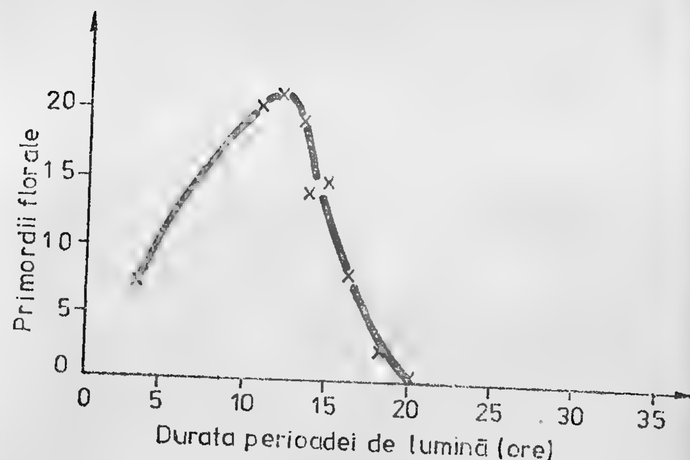


Fig. 6 — Relația între durata perioadei de lumină și inițierea primordiilor florale la soia — soiul Biloxi. Perioada de întuneric era pentru toate tratamentele de 16 ore (după K. C. Hamner, 1940)

mare produce un număr mai mare de primordii florale, după cum reiese din graficul care urmează (fig. 7).

Răspunsul plantelor la fotoperioadă poate fi profund modificat sub influența unor factori ca de exemplu vîrsta.

Pentru realizarea inițierii florale, este absolut necesar să se atingă un anumit stadiu al dezvoltării vegetative. Astfel, la o specie fotosensibilă de *Zea* s-a stabilit, că deși în embrion existau numai 7 primordii florale, numărul minim de frunze produse înaintea înfloririi era de 11. Numărul minim de frunze a mai fost determinat și la specii de *Triticum* (grîu), *Hordeum* (orz), *Pisum* (mazăre), *Hyoscyamus* (măselarița), *Xanthium* (scaete). În

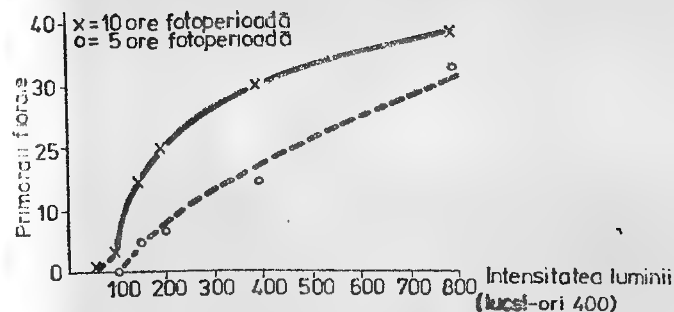


Fig. 7 — Efectul cantitativ al duratei și intensității luminii asupra inițierii florale la soiul Biloxi. Nu se formează flori la o intensitate a luminii sub 100 ft-c (un foot-candle avînd aproximativ 10,76 lucși, după K. C. Hamner 1940)

anumite cazuri, numărul minim de frunze este egal sau aproape egal cu numărul de primordii florale din embrion.

Inducția fotoperiodică definește aplicarea unui tratament fotoperiodic convenabil procesului de înflorire, care din acest moment se va realiza fără a mai fi necesară menținerea tratamentului care l-a declanșat.

Reacția fotoperiodică constituie răspunsul plantei la fotoperiodicitatea zilnică.

Sensibilitatea fotoperiodică este reprezentată de intensitatea răspunsului plantei la durata de iluminare și ea diferă de la o specie la alta.

Studiile efectuate asupra sensibilității fotoperiodice a frunzelor au demonstrat că aceasta crește cu dezvoltarea ontogenetică, astfel că primele frunze formate sînt total insensibile la inducția fotoperiodică.

Experienţele în care numai o singură frunză a fost indusă au permis să se constate că frunzele nu au toate aceeaşi sensibilitate la fotoperioadă. Astfel, plantele de *Xanthium* nu răspundeau la fotoperioadă în prima săptămînă după germinare, cotiledoanele nefiind sensibile. La plantele de *Xanthium*, numai 0,22 cm² din frunză era capabilă să inducă înflorirea. S-a dedus de aici, că nu dimensiunea frunzei, ci vîrsta fiziologică determină sensibilitatea.

La *Chrysanthemum, Perilla, Glycine*, frunzele cele mai tinere erau şi cele mai sensibile la fotoperioadă. La *Xanthium* s-a constatat că sensibilitatea cea mai puternică o au frunzele care au atins jumătate din mărimea finală.

CICLURI FOTOINDUCTIVE

Un ciclu fotoinductiv este definit prin numărul minim de zile scurte, necesar plantelor de zi scurtă pentru a înflori, sau numărul minim de zile lungi, necesar plantelor de zi lungă pentru a înflori.

Inducţia fotoperiodică este realizată după un număr de cicluri variabile în funcţie de specie. De exemplu, *Xanthium* necesită pentru pornirea primordiilor florale un singur ciclu fotoinductiv. În schimb, *Salvia occidentalis*, plantă de zi scurtă ca şi *Xanthium*, necesită cel puţin 17 cicluri fotoinductive, pentru a înflori, iar *Plantago lanceolata plantă* de zi lungă, necesită 25 cicluri fotoinductive.

Pentru plante de zi scurtă cum sînt: *Chenopodium rubrum, Lemna* sp., *Oryza sativa, Wolffia* sp., un singur ciclu fotoinductiv este suficient, pe cînd *Soja* necesită 2—4 cicluri, *Cannabis sativa* 4 cicluri, *Fragaria* — 8 cicluri, iar *Chrysanthemum* 8—30 cicluri.

La plantele de zi lungă (măselariţa), o singură iluminare de 72 h este suficientă pentru inducerea înfloririi:

NUMĂRUL MINIM DE CICLURI INDUCTIVE NECESAR PENTRU INIŢIEREA FLORALĂ

Plante de zi scurtă	**Numărul minim de cicluri inductive**
Chenopodium polyspermum	1
Chenopodium rubrum	1
Lemna paucicostata	1
Oryza sativa	1
Pharbitis nil	1
Wolffia microscopica	1
Xanthium strumarium	1
Kalanchoe blossfeldiana	2
Glycine max	2—3
Cannabis sativa	4
Perilla crispa	7—9
Chrysanthemum morifolium	12
Plante de zi lungă	
Anagallis arvensis	1
Brassica campestris	1
Lemna gibba	1
Lolium temulentum	1
Sinapis alba	1
Spinacia oleracea	1
Hyoscyamus niger	2—3
Arabidopsis thaliana	4
Silene armeria	6
Plante neutre	
Cestrum nocturnum	5 zile lungi; 2 zile scurte
Bryophyllum daigremontanum	60 zile lungi; 15 zile scurte
Echeveria harmsii	20 zile scurte; 10 zile lungi

Formarea florilor la plante este supusă legii „tot sau nimic". Dacă planta a primit numărul minim de cicluri fotoinductive, ea va înflori, chiar dacă se revine apoi la cicluri neinductive. O inducere parţială se poate obţine chiar şi la plantele de zi lungă. Astfel, *Plantago lanceolata*, necesită 25 cicluri fotoinductive pentru a înflori în procent de 100%. Dacă i se administrează 10 cicluri fotoinductive iar apoi este trecută pe un ciclu neinductiv, planta nu va înflori. Dar cînd planta revine la ciclul fotoinductiv, 15 cicluri sînt suficiente pentru o înflorire de 100%.

Cauza o reprezintă un factor implicat în răspunsul floral şi care se acumulează în cursul ciclului inductiv. La alte plante (de exemplu *Xanthium*) factorul acumulat în timpul unui singur ciclu este suficient pentru a înlesni înflorirea. La alte plante sînt necesare mai multe cicluri.

La plantele de zi lungă, ciclurile neinductive nu par să modifice efectele expunerii anterioare la cicluri inductive. Dimpotrivă, ciclul neinductiv pare a fi inhibitor la plantele de zi scurtă.

Energia implicată în fotoperiodism este surprinzător de slabă; este suficient să se întrerupă nictiperioada (perioada de întuneric) printr-un moment de lumină, pentru a se obţine acelaşi efect ca şi la prelungirea zilei; De exemplu, la *Xanthium* (plantă de zi scurtă) menţinută 14 ore la întuneric şi care în mod normal ar trebui să înflorească, o scînteiere de cîteva minute care fragmentează nictiperioada, împiedică înflorirea.

La plantele de zi lungă *Hyosciamus niger* (măselariţă) aflată în condiţii de întuneric prelungit şi care nu ar trebui să înflorească, o licărire care intervine la mijlocul nopţii, va produce înflorirea.

Făcînd studiul influenței compoziției luminii asupra fotoinducției, B o r t w i c k, H e n d r i c k s și P a r k e r (1946) au experimentat cu plante de *Xanthium* la care au determinat, în condițiile unor lungimi de undă diferite, energia minimă, care, administrată printr-o iluminare de cîteva minute, întrerupe nictiperioada, împiedicînd înflorirea. Ei au constatat astfel, că lumina albastră avea o eficiență redusă, pe cînd cea roșie dimpotrivă, era foarte eficace. Au stabilit atunci un fapt de importanță capitală; eficacitatea luminii este maximă în roșu deschis (λ = lambda, lungime de undă cuprinsă între 0,560 și 0,640 mm), dar efectul din roșu deschis poate fi anulat printr-o expunere de cîteva minute cu roșu îndepărtat (λ cuprinsă între 0,720 și 0,760 mm). Acest antagonism, între roșu deschis și roșu îndepărtat pe care B o r t h w i c k și H e n d r i c k s l-au regăsit la scoaterea din latență a semințelor de salată, a condus la descoperirea fotoreceptorului responsabil, *fitocromul*.

PERCEPEREA STIMULULUI FOTOPERIODIC ȘI PREZENȚA UNUI HORMON FLORAL

Cum „vede" planta lumina, sau cum „vede" planta întunericul? Care parte a plantei primește stimulul fotoperiodic? Iată cîteva întrebări de primă însemnătate în fotoperiodism.

În acest sens cea mai mare atenție a fost acordată frunzelor și mugurilor.

Stimulul fotoperiodic este recepționat de frunzele adulte după cum se poate constata cu ușurință la *Xanthium*; o singură frunză ținută în zi scurtă, antrenează înflorirea (fig. 8 stînga).

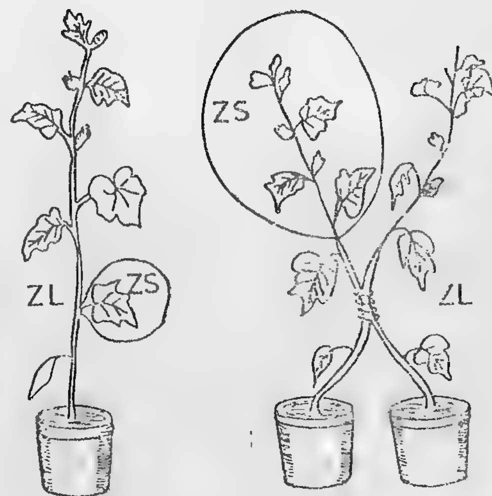


Fig. 8 — Experiență cu *Xanthium* (plantă de zi scurtă). Stînga: o singură frunză umbrită este suficientă pentru a determina înflorirea; dreapta: inducția fotoperiodică este transmisibilă prin grefă. O grefă prin apropiere a fost realizată între două plante de *Xanthium*: ansamblul este ținut în zi lungă cu excepția unei părți dintr-una ținută în zi scurtă — ambele înfloresc (după R. H e l l e r, 1978)

Există deci un transport de stimul, ceea ce sugerează existența unui mecanism hormonal legat de care C e a i l a h i a n a sugerat termenul de *hormon florigen* (1936).

K n o t t a stabilit și el că, drept răspuns la un ciclu fotoinductiv, în frunze se produce o substanță care apoi este transportată în regiunea apicală unde are loc apariția primordiului floral.

Dovezile că frunzele sînt organe de percepere a răspunsului de înflorire față de ciclurile fotoinductive sînt convingătoare.

În numeroase experienţe, administrînd unei singure frunze cicluri fotoinductive corespunzătoare, iar restului plantei cicluri noninductive (necorespunzătoare) s-a ajuns la inducerea înfloririi.

Ipoteza este confirmată şi de experienţele de grefă, stimulul fotoperiodic dovedindu-se transmisibil de fiecare dată cînd grefa a reuşit. Conducerea se efectuează în principal prin sistemul conducător al plantei (xilem sau floem) şi nu este polarizată. Astfel, dacă se realizează o altoire (grefă) a frunzelor de la o plantă supusă unui ciclu fotoinductiv pe o plantă expusă la un ciclu noninductiv, atunci planta neindusă, înfloreşte. Înainte de grefare, plantele receptoare (port-altoi) erau complet defoliate pentru a elimina orice influenţă a frunzelor noninduse (fig. 8 dreapta).

C e a i l a h i a n a experimentat cu o plantă de zi scurtă *Chrysanthemum morifolium* (fig. 9), constatînd că frunzele reprezintă sediul de răspuns al plantei la condiţiile de iluminare.

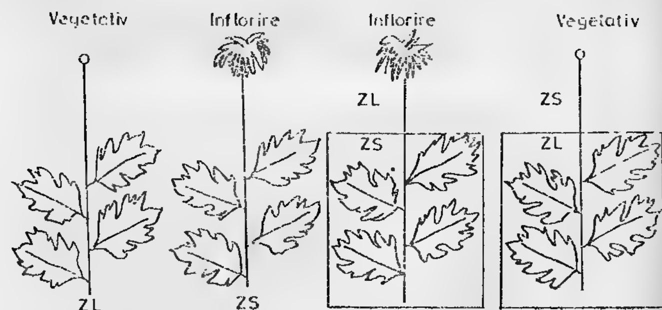


Fig. 9 — Efectul tratamentului fotoperiodic al frunzelor sau apexului asupra înfloririi la *Chrysanthemum* (după C e a i l a h i a n, 1936)

Extracte tisulare de *Xanthium* (plantă de zi scurtă) sau de *Helianthus* (indiferentă) aflată în plină înflorire, au fost injectate la *Xanthium* nefotoindus, producîndu-se înflorirea, chiar şi în condiţii de zi continuă. Mai semnalăm un fapt interesant, care nu priveşte transmiterea stimulului, dar care dovedeşte că factorul (sau grupul de factori) ce condiţionează cerinţa fotoperiodică este de asemenea transmisibil; cînd cuscuta parazitează o plantă de zi lungă *(Callendula)* înfloreşte în zi lungă, iar cînd parazitează o specie de zi scurtă, devine ea însăşi plantă de zi scurtă.

Se poate admite pe baza acestor fapte că lumina induce formarea unui compus care stimulează înflorirea la plantele de zi lungă şi o inhibă la plantele de zi scurtă. Acest compus, care nu este neapărat acelaşi pentru cele două tipuri de plante, este sintetizat în timpul zilei.

Se mai poate demonstra că în timpul nopţii se sintetizează un compus inhibitor pentru plantele de zi lungă (poate acidul abscisic) şi stimulator pentru plantele de zi scurtă, care nu este neapărat acelaşi. Astfel, în experienţa efectuată cu *Xanthium*, cînd menţinerea unei singure frunze în zi scurtă era suficientă pentru a determina planta să înflorească, înflorirea este favorizată de înlăturarea celorlalte frunze. Dacă acestea sînt lăsate (deci menţinute în zi lungă), planta înfloreşte totuşi, dar mai tîrziu, fapt ce concordă cu ipoteza sintezei la lumină a unui factor inhibitor.

Stadiul de dezvoltare al frunzei este important în determinarea sensibilităţii faţă de inducţia fotoperiodică. De exemplu, frunzele de *Xanthium*, parţial mature sînt cele mai sensibile, pe cînd frun-

zele tinere sau mature au o sensibilitate mai redusă. Surprinzător, frunzele mature sînt capabile să neutralizeze reacția de înflorire.

Oricum ar fi, se pare că cele două perioade intervin, una pentru a prelungi starea vegetativă și a întîrzia starea reproducătoare, iar cealaltă, în sensul invers. Tocmai de echilibrul dintre cele două efecte depinde data înfloririi.

— *Există un hormon floral?*

Ideea apare pentru prima dată la Julius Sachs în 1860, dar primul care a utilizat pentru denumirea unei substanțe chimice termenul de *florigen* a fost cercetătorul sovietic Ceailahian (1936). El a efectuat numeroase experiențe demonstrînd existența unei substanțe responsabile de înflorire. Dar această substanță presupusă a produce înflorirea nu a fost nici pînă acum izolată.

Totuși, efectul produs la distanță, inducerea înfloririi pornind de la frunzele verzi către mugurii florali, trecînd prin tulpină, pledează în favoarea existenței unui stimul floral.

Un alt cercetător sovietic, M. S. Moșcov, lucrînd cu *Chrysanthemum*, a arătat că hormonul floral difuzează de la o plantă donatoare ținută într-o fotoperioadă corespunzătoare, către planta receptoare (port-altoi) ținută în fotoperioade necorespunzătoare și care înflorește; difuziunea are loc și dacă grefa este separată printr-un strat de apă. Repetat însă acest experiment nu a mai reușit niciodată.

Cea mai convingătoare demonstrație a ușurinței cu care hormonul floral este transportat a fost făcută cu două ramuri de *Xanthium* altoite în serie.

Dacă ultima ramură a unei serii de plante primește un ciclu fotoinductiv, aceasta va determina

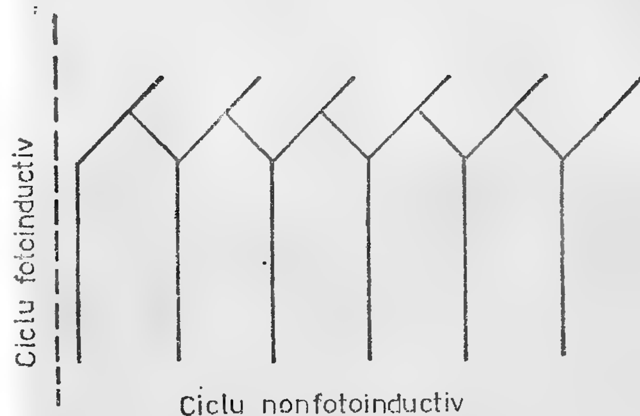


Fig. 10 — Translocarea hormonului floral. O ramură de *Xanthium* cu două ramificații, altoită în serie pe 5 alte plante de *Xanthium* a primit un ciclu fotoinductiv. A doua ramură a primei plante și celelalte 5 plante au primit un ciclu nonfotoinductiv: toate plantele înfloresc (după R. M. Devlin, 1966)

înflorirea tuturor celor șase plante, ca într-o veritabilă reacție în lanț (fig. 10).

O experiență asemănătoare a efectuat Zeevart, care a altoit plante de zi lungă pe plante de zi scurtă și invers. Cînd planta de zi lungă, *Sedum spectabile*, era altoită pe planta de zi scurtă *Kalanchoe blossfeldiana*, prima înflorea și în condiții de zi scurtă. Planta de zi scurtă *Kalanchoe* altoită pe o plantă de zi lungă, înflorea și în condiții de zi lungă.

Cu alte cuvinte, aceste experiențe au demonstrat că florigenul nu depinde de specie și are aproape aceleași proprietăți atît în plantele de zi scurtă cît și în cele de zi lungă. Acest fapt îndreptățește speranța că hormonul denumit florigen va fi totuși

izolat şi caracterizat. Importanţa economică a unei astfel de descoperiri ar fi imensă.

C e a i l a h i a n a postulat că stimulii care induc înflorirea implică cel puţin doi componenţi: *giberelina* şi o substanţă ipotetică sau un grup de substanţe cunoscute ca *anthezine*. În acest caz giberelinele sînt necesare pentru formarea tulpinilor, iar anthezinele pentru inducţia florală, dar ambele sînt esenţiale pentru înflorire.

Se presupune că plantele de zi lungă produc anthezine în toate fotoperioadele, iar giberelina numai în zi lungă; pe cînd plantele de zi scurtă produc gibereline în orice fotoperioadă iar anthezine numai în zi scurtă.

Problema existenţei florigenului şi a altor hormoni vegetali rămîne nerezolvată, constituind unul din obiectivele majore ale cercetărilor fundamentale de fiziologie vegetală.

FOMAREA STIMULULUI FLORAL

În general, stimulul floral apare în frunze ca un rezultat al acţiunii inductive exercitate de acestea. Tratamentul inductiv care provoacă formarea stimulului floral trebuie administrat în întregime aceleiaşi părţi a frunzei. Nu se produce decît o înflorire redusă cînd diferitele părţi ale unei frunze sînt expuse fiecare unui tratament fotoperiodic parţial, dar complementar unul altuia.

De exemplu, *Pharbitis nil* (plantă de zi scurtă) necesită o nictiperioadă de 16 ore. Planta înfloreşte anevoie dacă i se administrează succesiv 8 ore de întuneric la partea apicală apoi 8 ore la partea bazală a unei frunze.

Se cunosc cîteva plante care pot fi induse şi în absenţa frunzelor. Dacă este suficient de matură,

o plantă de *Perilla* defoliată va înflori la fel de bine în zi scurtă ca şi o plantă cu frunze.

De îndată ce inducţia a luat sfîrşit este necesar un timp de latenţă pentru ca stimulul floral să poată acţiona în afara frunzelor. Spre exemplu, plante de *Xanthium pennsylvanicum* (de zi scurtă) pe care nu s-a lăsat decît o singură frunză, au fost induse printr-un singur ciclu fotonictiperiodic. La sfîrşitul nictiperioadei inductoare (14 ore), pe diferite plante, se înlătură, din 2 în 2 ore, frunza indusă. Plantele cărora li s-a îndepărtat frunza indusă la 2—6 ore de la sfîrşitul nictiperioadei rămîn în stare vegetativă. Cele cărora li s-au îndepărtat frunzele după 8—10 ore îşi diferenţiază primordiile.

De aici, se poate deduce că stimulul floral circulă în plantă pornind de la frunze, către punctul de creştere. Efectul inductor al nictiperioadei nu se face remarcat decît cînd frunza se menţine pe plantă un timp. Există deci o perioadă de latenţă în cursul căreia frunza joacă un rol esenţial. Se poate considera că acest timp de latenţă corespunde pe de o parte formării stimulului floral, rezultat al unui lung lanţ de procese metabolice, iar pe de altă parte necesităţii de transport, în afara frunzelor a unei cantităţi suficiente de stimul.

INFLUENŢA LUMINII ASUPRA STIMULULUI FLORAL

Odată declanşată inducţia florală, activitatea stimulului floral este favorizată de iluminarea frunzelor induse atît la plantele de zi lungă cît şi la cele de zi scurtă. Astfel, dacă plantele de *Xanthium* (zi scurtă) primesc înaintea defolierii, o nictiperioadă inductivă de 16 ore, urmată fie de 6 ore, lumină, fie de 6 ore întuneric, înfloresc numai plan-

tele la care nictiperioada a fost urmată de o perioadă de lumină. Această acțiune a luminii asupra activității stimulului floral ar putea fi explicată prin două ipoteze:

a) în cursul ciclului fotonictiperiodic se elaborează un precursor al stimulului floral a cărui formare se încheie printr-un proces autonom favorizat de produșii elaborați în fotosinteză;

b) transportul stimulului floral de la frunze la restul plantei este accelerat de lumină.

CĂILE DE CONDUCERE A STIMULULUI FLORAL

Se admite astăzi că stimulul floral circulă în frunze, pețiol, tulpină și rădăcini, trecînd prin celule vii. Dacă se taie nervura mediană la baza limbului frunzelor induse de *Chrysanthemum*, cu toate că inducția florală nu a fost inhibată, creșterea plantei este încetinită (C e a i l a h i a n 1938). Înseamnă deci, că stimulul floral, care nu trebuie confundat cu substanțele de creștere, străbate frunza trecînd nu numai prin vase, dar și prin celulele parenchimului foliar.

Plante de *Perilla* (zi scurtă) au fost ținute în condiții noninductive (zi lungă). De îndată ce atingeau un anumit nivel trofic, toate plantele erau decapitate. Unui grup (I) de plante i se lăsau 6 frunze la bază și se tăiau celelalte ramificații cu excepția a două ramuri opuse, în vîrf. Grupului II i se lăsau 6 frunze în vîrf, iar celelalte, exceptînd 2 ramificații opuse la bază, erau tăiate. Deci în primul caz, ramurile induse se găsesc deasupra frunzelor, iar în al doilea caz dedesubt. Între ramificațiile induse și frunze s-a practicat o incizie prin toată scoarța, fie pe o parte a tulpinii, fie circulară. Plantele erau plasate apoi în condiții de zi

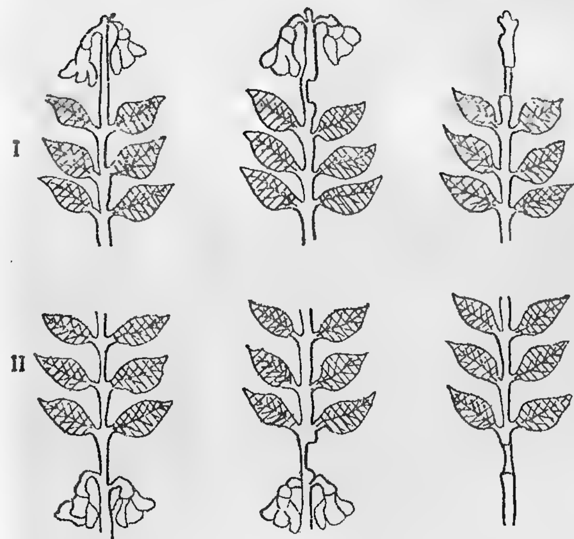


Fig. 11 — Efectul inciziilor laterale sau inelare asupra circulației stimului floral (după M .C. C e a i l a h i a n, 1938)

scurtă. Toate rămurelele înfloreau, cu excepția acelora care aveau scoarța incizată circular. (C e a i l a h i a n, 1938).

Se desprinde concluzia că stimulul floral circulă în principal prin scoarță (plantele incizate circular nu înfloresc) atît de jos în sus, cît și de sus în jos. Această deplasare are loc vertical, dar și lateral (toate rămurelele plantelor incizate lateral înfloresc). Transportul stimulului floral ar părea să se efectueze esențial în afara sistemului de vase liberiene, prin celule ale parenchimului cortical (fig. 11). Ca și în tulpini, stimulul floral circulă prin rădăcini în toate direcțiile.

RELAȚIILE ÎNTRE DEPLASAREA STIMULULUI FLORAL ȘI CIRCULAȚIA SEVEI ELABORATE

Deplasarea stimulului floral, care este lentă (2—3,8 mm/h la *Pharbitis nil*) depinde în mare măsură de circulația sevei elaborate. După cum aceasta circulă în aceeași direcție sau în direcție opusă stimulului floral, inducția florală va fi favorizată sau defavorizată.

La plante de *Perilla nankinensis* — plantă de zi scurtă — (fig. 12) se îndepărtează toate frunzele, cu excepția a două frunze apicale, situate fie pe același nod, fie una sub alta. O frunză din cele două este expusă la zi lungă, iar cealaltă la zi scurtă — (fig. 12) se îndepărtează toate frunzele, hibitoare (zi lungă), inducția florală este mai mult sau mai puțin întîrziată (C e a i l a h i a n, 1945).

Această experiență demonstrează faptul că stimulul floral întîmpină dificultăți în migrarea sa printr-o regiune aflată în condiții noninductive determinate de zilele lungi.

Într-o altă variantă a experienței, plantelor de *Perilla nankinensis* li se îndepărtează toate frun-

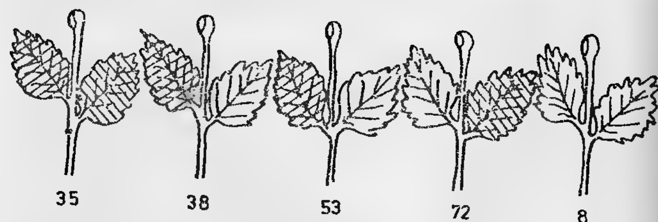


Fig. 12 — Efectul expunerii frunzelor opuse de Perilla la tratamente fotonictiperiodice diferite (hașurat, tratamentul inductiv în zi scurtă; alb, tratamentul în zi lungă). Cifrele arată numărul de zile necesare înfloririi (după M. C. C e a i l a h i a n, 1938)



Fig. 13 — Efectul intensității luminii asupra acțiunii inhibitoare a înfloririi produsă de frunzele de *Perilla* ținute în zi lungă (hașurat tratamentul inductiv în zi scurtă; alb, tratamentul în zi lungă). (După M. C. C e a i l a h i a n, 1947)

zele, cu excepția a două frunze apicale situate pe același nod. Una dintre aceste frunze este ținută în zi scurtă, iar cealaltă în zi lungă de diferite intensități. După intensitatea luminii la care este expusă frunza din zi lungă (fig. 13), inducția florală este mai mult sau mai puțin întîrziată (C e a i l a h i a n, 1947).

De remarcat că injectarea de zaharoză produce același efect inhibitor ca și condițiile de zi lungă. Efectul inhibitor al zilei lungi în funcție de intensitatea luminii și de prezența zaharozei se datorește, după C e a i l a h i a n (1947), excesului de asimilate, zaharuri, produși de fotosinteză, care împiedică stimulul floral să se deplaseze pînă la mugurii florali.

La numeroase plante de diferite tipuri (de zi lungă, de zi scurtă, sau indiferente) se constată o similitudine a stimulului floral.

Numeroase experiențe demonstrează că plantele de un anumit tip (zi scurtă sau zi lungă), aflate în condiții noninductive înfloresc dacă li se grefează plante de tip opus, în condiții inductive. Deci stimulul floral nu este specific unei anumite varietăți, specii sau gen.

Nicotiana tabacum, varietatea Maryland Mammoth (de zi scurtă) grefată pe *Hyoscyamus niger* (zi lungă) ţinută în zi scurtă induce înflorirea acesteia din urmă. Mai putem adăuga că dacă se grefează o plantă de zi scurtă ţinută în zi lungă pe o plantă de zi lungă aflată în condiţii de zi scurtă, ambele plante rămîn în stare vegetativă. Este o dovadă că dacă stimulul floral se poate transmite, nu acelaşi lucru se întîmplă şi cu diferitele elemente care participă la formarea sa.

Faptul că stimulul floral nu a putut fi extras pînă în prezent din plantele aflate la înflorire, nu este deloc surprinzător, căci e greu să ne imaginăm că o singură substanţă ar putea fi cauza inducţiei florale. Inducţia florală depinde de un complex de procese, necesitînd prezenţa a numeroase substanţe care numai într-un anumit echilibru permit înflorirea. După cum se exprimă K. V. Thimann (1954) *„Formarea organelor necesită un complex de factori legaţi unii de alţii. Ea depinde de viteza relativă a unor procese, de modificarea şi distrugerea a numeroşi factori"*.

Similitudinea de stimul observată la plantele de zi scurtă, de zi lungă precum şi la cele indiferente ne permite să apreciem că la aceste diferite tipuri de plante există acelaşi stimul floral, dar diferitele elemente necesare formării sale sînt prezente la un tip de plante şi absente la alt tip aflat în aceleaşi condiţii.

Efectul inhibitor produs de unele porţiuni ale plantelor lăsate în condiţii noninductive a fost explicat de Ceailahian prin circulaţia produşilor de fotosinteză, care se opune transportului de stimul floral. Există însă şi multe fapte care sugerează existenţa unui stimul antagonist stimulului floral. Numeroase studii întreprinse asupra transportului de stimul floral de la frunza indusă la punctul de creştere receptiv au stabilit deplasarea acestuia concomitent cu fluxul de glucide.

Ceailahian şi Butenko, experimentînd cu ^{14}C, au stabilit o corelaţie între translocarea ^{14}C şi înflorire, fapt ce i-a dus la concluzia că transportul stimulului floral are loc concomitent cu produşii de fotosinteză.

Ipoteza potrivit căreia hormonul floral este translocat împreună cu glucidele a primit încă un suport prin experienţele care au demonstrat că viteza de transport este mai mare în lumină intensă şi mai mică la întuneric.

Modificînd intensitatea luminii în care se găseau plantele de *Xanthium*, induse în prealabil, Carr a stabilit o amplificare a răspunsului odată cu creşterea intensităţii luminii, aplicarea de zaharoză pe frunzele complet induse putîndu-se substitui efectului luminii.

Totuşi se cunosc şi cazuri în care stimulul floral se deplasează mult mai încet decît hidraţii de carbon, ceea ce înseamnă că mecanismul de translocare diferă. Cert este faptul că transportul stimulului floral nu este direcţional, ci se poate realiza atît ascendent, cît şi descendent.

IMPRESIUNEA FOTOPERIODICĂ

Termenul de *„impresiune fotoperiodică"* desemnează fenomenul care permite unor plante sau părţi de plante să-şi conserve capacitatea de a induce înflorirea în condiţii inhibitoare, după ce au primit un tratament fotonictiperiodic inductiv.

O ramură de *Xanthium* (plantă de zi scurtă) ținută în zi lungă este indusă prin zile scurte. Ca urmare a acestui tratament, întreaga plantă trece în stare indusă și continuă să înflorească, chiar dacă ramura din zi scurtă este tăiată.

Capacitatea inductivă poate fi transmisibilă. Dacă o ramură de *Xanthium* indusă prin zile scurte este grefată pe o plantă ținută in zi lungă, aceasta din urmă nu numai că înflorește, dar ramurile sale pot induce o altă plantă de *Xanthium* aflată în lumină continuă. Operația se poate repeta de mai multe ori, fără a se produce diminuarea capacității de perpetuare a stimulului floral.

Planta de *Perilla*, ținută în zi lungă și aflată la înflorire ca urmare a grefării unei frunze induse, nu poate transmite altor plante capacitatea de a forma stimul floral. Înseamnă că la *Perilla* capacitatea de inducție rămîne strict localizată în frunza tratată și nu se poate transmite (Z e e v a a r t, 1957—1958).

Capacitatea de inducție care se menține în condiții noninductive la unele plante pare a fi un element dependent de protoplasmă. Ea nu se poate pierde fără a se fi recurs la distrugerea celulelor vii.

O frunză de *Perilla* odată indusă își conservă capacitatea de inducție, chiar în prezența factorilor inhibitori cum sînt auxinele sau temperaturile ridicate. Este necesară distrugerea celulelor vii pentru ca această frunză să devină neoperantă.

Printre plantele de zi lungă la care impresiunea fotoperiodică persistă în condiții noninductive pot fi menționate *Helianthemum guttatum*, *Nigella damascena*, etc.

Alte plante, ca *Anagallis arvensis*, *Arabidopsis thaliana*, revin la starea vegetativă de îndată ce sînt plasate în condiții noninductive. Această revenire la starea vegetativă a fost denumită „fenomen de reversibilitate".

Rămîne de cercetat dacă celulele care au dobîndit capacitatea de inducție sînt tot acelea care au și pierdut-o. Este posibil ca acțiunea inhibitoare să fie produsă de celule diferite.

CALITATEA LUMINII ȘI FOTOPERIODISMUL

Imensa majoritate a cercetărilor efectuate asupra fotoperiodismului s-au axat practic pe influența luminii complete asupra înfloririi, adică pe acțiunea combinată a tuturor lungimilor de undă din spectrul vizibil (0,400—0,760 mm).

În cercetările de fotobiologie însă, important este să se cunoască lungimile de undă care sînt cele mai eficiente în proces, adică ceea ce se numește spectrul de acțiune al procesului. În acest sens, cercetătorii compară spectrul de absorbție al unor constituenți cunoscuți din plante cu spectrul de acțiune al procesului investigat. Dacă spectrul de absorbție al unui constituent extras din plantă se aseamănă izbitor cu spectrul de acțiune al procesului, înseamnă că substanța respectivă este implicată în proces.

Cu alte cuvinte, această substanță reprezintă fotoreceptorul care induce procesul.

În fotosinteză cele mai eficiente lungimi de undă ale spectrului vizibil sînt cele din regiunile roșu și albastru. Clorofilele, absorb și ele cel mai puternic în aceste lungimi de undă.

Aceeași situație se întîlnește și la frunzele verzi ale plantelor superioare. În schimb, la algele roșii

și albastre, spectrele de acțiune ale fotosintezei nu mai corespund cu spectrul de absorbție al clorofilelor, ceea ce înseamnă că și alți pigmenți sînt implicați.

Acest gen de cercetări i-au condus pe cercetătorii din Beltsville (Maryland), la determinarea spectrului de acțiune al procesului de inhibare de către lumină a perioadei de întuneric. Am văzut că prin aplicarea unei scînteieri de lumină „flash" se poate întrerupe perioada de întuneric, iar la *Xanthium*, de exemplu, un astfel de tratament suprimă înflorirea. Radiațiile care inhibă înflorirea cu cea mai mare eficiență, sînt cele cuprinse între 0,620 și 0,660 mm cu un maxim la aproximativ 0,640 mm. Ca urare, lumina roșie cu lungimea de undă scurtă a fost considerată radiația cea mai eficace în întreruperea întunericului.

Dacă se utilizau radiații roșii cu lungimea de undă mai lungă, adică mai mari de 0,720 mm, nu se observa nici un efect de întrerupere a întunericului în două nopți mai scurte. Se desprinde concluzia că radiațiile roșii cu lungimea de undă mai lungă sînt capabile să anuleze efectul de întrerupere a întunericului de către radiațiile roșii cu lungimea de undă mai scurtă.

Să notăm radiația roșie cu R (red) iar cea din roșul îndepărtat cu F R (farred).

Dacă după o scînteiere scurtă de radiație R urmează o alta de radiație F R, aplicat perioadei de întuneric dintr-un ciclu fotoinductiv la o plantă de zi scurtă, se va produce înflorirea. Dacă radiația din F R este urmată de radiația R, înflorirea va fi din nou inhibată. Cu alte cuvinte radiația folosită în ultima secvență va determina reacția plantei:

Tratamentul	Număr mediu de Neghină	inflorescențe Soja
Intuneric	6,0	4,0
R	0	0
R, FR	5,6	1,6
R, FR, R	0	0
R, FR, R, FR	4,2	1,0
R, FR, R, FR, R	0	0
R, FR, R, FR, R, FR	2,4	0,6
R, FR, R,FR, R., FR,R . . .	0	0
R, FR, R, FR, R.FR, R,FR .	0,6	0,0

Aceste experiențe veneau în acord cu părerea că acolo este implicat un pigment care poate exista în două forme: una care absoarbe în radiații R și alta care absoarbe în radiații FR. Cele două forme sînt fotochimic interconvertibile. Forma care absoarbe în FR trece mult mai greu în forma R la întuneric și se află sub control termic. Acest pigment a fost izolat de doi cercetători ai Departamentului pentru agricultură din Beltsville (Maryland, SUA): Borthwick și Hendricks.

Flint și McAlister observaseră în 1935—1937 că germinarea semințelor de salată *(Lactuca sativa)*, care necesită lumină pentru a ieși din repaus, este stimulată de lumina roșie clară și inhibată de roșul îndepărtat (aflat în vecinătatea radiațiilor infraroșii)

Borthwick și Hendricks constataseră și ei în 1946 (împreună cu Packer) un efect de opoziție asemănător între roșul deschis și cel îndepărtat, asupra înfloririi la *Xanthium pennsylvanicum*, care este o plantă de zi scurtă; lungimile de undă cu eficiență în inhibarea înfloririi se situează de o parte și de alta a 0,660 mm, pe cînd cele eficiente în promovarea înfloririi sînt în vecinătate de 0,720 mm. Ei au reluat în 1952, împreună cu colaboratorii V. K. Toole și E. H. Toole studiul influenței luminii asupra germinării semințelor de salată, observînd că inducerea germinării era optimă cînd semințele erau expuse la o lungime de undă de 0,660 mm (R:roșu), pe cînd efectul inhibitor cel mai puternic se obținea cu o lungime de undă de 0,730 mm (FR: roșu îndepărtat). Borthwick a bănuit atunci că una și aceeași substanță este responsabilă de recepționarea acestor informații luminoase și de traducerea lor în modificări morfologice ale plantei și organelor sale. El a denumit acest pigment ipotetic *„fitocrom"* și i-a atribuit următoarele caracteristici: fitocromul, al cărui spectru de absorbție trece printr-un maxim în roșu, ar absorbi o cantitate de lumină roșie. El s-ar transforma atunci într-o substanță fiziologic activă al cărei maxim de absorbție se deplasează spre roșul îndepărtat: este fitocromul activ.

Pentru confirmarea acestei ipoteze, a fost necesar să se extragă și ulterior să se purifice fitocromul unei plante. Este o experiență extrem de delicată, dată fiind cantitatea mică de fitocrom existentă în plante. Similitudinea spectrului de absorbție al fitocromului de izolat, cu curba reprezentînd intensitatea răspunsului în funcție de lungimea de undă, (spectrul de acțiune al luminii) a constituit un argument esențial pentru a afirma că lumina induce fotomorfozele prin intermediul fitocromului.

Pentru a înțelege modul de acțiune al acestui pigment, deci de a determina înlănțuirea etapelor cuprinse între absorbția luminii și răspunsul fo-

tochimic final este necesar să se cunoască unele caracteristici ale sistemului fotochimic.

Ce este de fapt acest fitocrom responsabil de fotomorfogenează? Se ştie acum, după izolarea sa, că este o proteină albăstruie cu un nucleu tetrapirolic prostetic. El există, după cum prevăzuse Borthwick, sub două forme fotoconvertibile: fitocromul activ PFR. şi fitocromul inactiv PR. Spectrul de absorbţie al fitocromului activ prezintă un maxim în zona roşului îndepărtat (0,730 mm), pe cînd spectrul fitocromului inactiv are un maxim decalat înspre roşu (0,660 mm). Cele două spectre se suprapun în restul luminii vizibile (fig. 14).

S-a stabilit că după o iradiere în roşu, 80% din fitocromul total este activ, pe cînd după o iradiere în roşu îndepărtat rămîn active doar cîteva procente. Fitocromul activ fiind factorul responsabil în fotomorfogeneză, dezvoltarea slabă a cotiledoanelor — pentru a nu cita decît una dintre fotomorfoze — la o plantă crescută la întuneric, se explică prin faptul că tot fitocromul se găseşte sub formă inactivă. Dar, dacă iluminăm cu lumină roşie aceeaşi plantă, formarea fitocromului activ va declanşa fotorăspunsul.

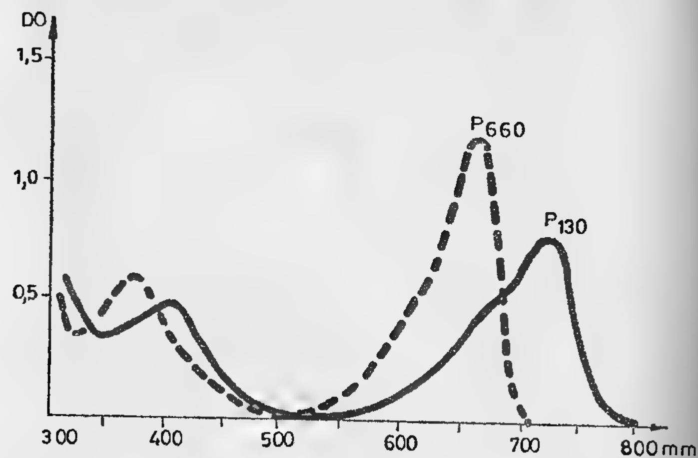
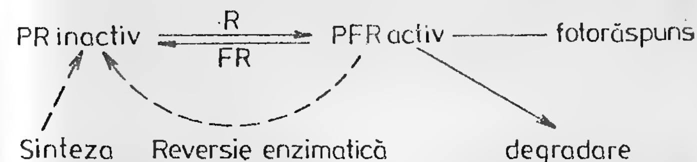


Fig. 14 — Spectrele de absorbţie ale PR (— P_{660}) şi PFR (— P_{730}) — după D. V. Prue, 1975

Fitocromul activ este însă instabil, căci se distruge repede. După 45 minute, la o temperatură de 25°C, o plantulă de muştar nu mai conţine decît jumătate din concentraţia iniţială de pigment. Spre deosebire de fitocromul activ, fitocromul inactiv este stabil. Aceasta explică faptul că dacă o plantă este expusă la lumină roşie, deci cînd pigmentul este aproape în întregime transformat în fitocrom activ, descompunerea pigmentului influenţează puternic concentraţia totală de fitocrom în ţesut.

S-a stabilit că PFR are o acţiune biochimică pe care nu o întîlnim la PR şi care s-ar putea reda schematic astfel:



Dată fiind concentraţia redusă a fitocromului în plante (1 g fitocrom pentru 100 t frunze), purificarea şi stabilirea compoziţiei acestuia au fost destul de anevoioase.

Fitocromul este o proteină în alcătuirea căreia intră, pe lîngă aminoacizi, un pigment (cromofor) (fig. 15). Există o mare asemănare între fitocrom şi pigmenţii rosii si albaştri ai algelor roşii şi al-

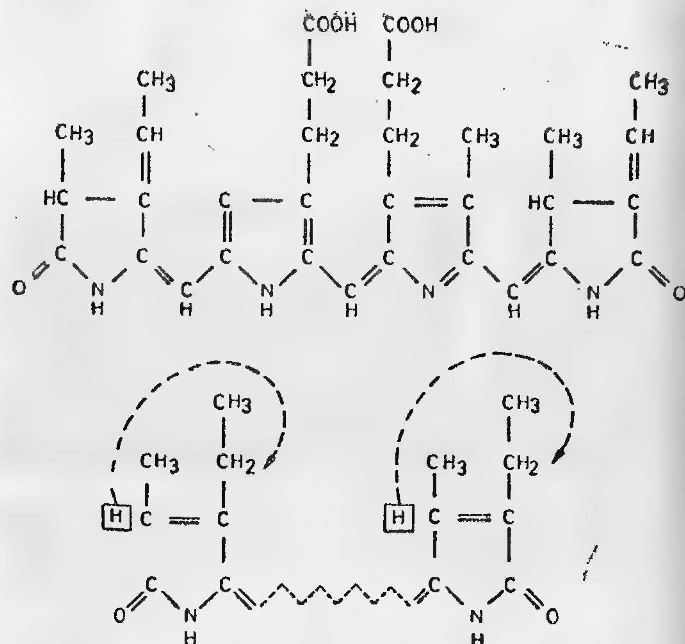


Fig. 15 — Formula cromoforului fitocromului. Sus: forma PR; jos: forma PFR (sînt indicate numai variațiile în raport cu PR)

bastre (ficoeritrine și ficocianine). Rămîne încă necunoscută diferența din punct de vedere chimic între PR și PFR. Mulți cercetători consideră că fitocromul acționează ca o enzimă atunci cînd se prezintă sub forma PFR. În ciuda numeroaselor teste efectuate nu s-a putut stabili o activitate enzimatică.

Unele fenomene ar putea fi mai degrabă explicate pe baza presupunerii că PFR activează sau

inactivează anumite gene și astfel reglează sinteza diferitelor enzime.

La concluzii interesante cu privire la fitocrom s-a ajuns pe baza inducerii luminoase a deplasării cloroplastelor în interiorul celulelor. La numeroase plante cînd lumina este slabă cloroplastele aplatisate se orientează cu fața spre lumină. În felul acesta lumina incidentă este exploatată la maximum. În lumina intensă cloroplastele se orientează cu muchia spre sursa de lumină, sustrăgîndu-se acțiunii dăunătoare a acesteia.

S-a stabilit că, în aceste cazuri, perceperea stimulului luminos nu este realizat de către cloroplastele însele, ci de către un pigment al citoplasmei. La majoritatea plantelor acest pigment este o flavoproteină. La alga *Mougeotia* însă, perceperea stimulului pentru orientarea cloroplastelor în lumină slabă este mediată de fitocrom. Iluminarea diferitelor părți ale celulelor acestei alge a permis să se deducă localizarea fitocromului pe membrana care separă citoplasma de peretele celular (plasmalema). Cînd se produce conversia PR în PFR, moleculele fitocromului se rotesc în unghi de 90° (fig. 16.).

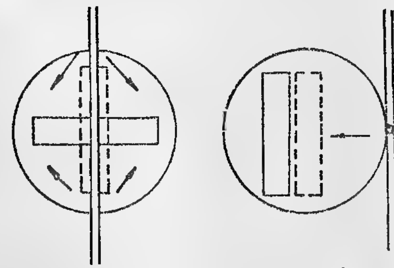


Fig. 16 — Acțiunea repulsivă a PFR indusă de un microfascicul de lumină roșie asupra cloroplastelor de *Mougeotia* Cînd microfasciculul atinge plasmalema tangențial, repulsia îndepărtează cloroplastul; dacă traversează celula dintr-o parte în alta, repulsiile dau naștere unei rotații într-un sens sau altul, după repartizarea rezistențelor în cadrul citoplasmei (după H a u p t din R. H e l l e r, 1978)

Descoperiri recente au sugerat faptul că transformarea fitocromului afectează proprietățile membranei. Fitocromul este prezent sub formă solubilă la plantele crescute la întuneric și devine mai slab atașat de membrană în urma unei iradieri cu lumină roșie. Dar nu numai membrana externă, ci și mebranele interne par a fi implicate în reacțiile fitocromului. Ca exemplu, ar putea fi menționate micile vezicule care dau naștere la cloroplaste și care conțin fitocrom, așa cum s-a constatat în urma izolării lor din plantele crescute la întuneric.

Expuse la lumină, veziculele pun în libertate hormonul vegetal numit giberelină. Această eliberare de giberelină pare a fi una din căile prin care transformarea fitocromului afectează creșterea și dezvoltarea plantelor.

Cantitatea de fitocrom scade rapid în urma iluminării. Fotorăspunsul, care apare rapid, nu este deci amplificat prin creșterea duratei de iluminare. Dar în aceste condiții, cum se pot studia mecanismele de acțiune ale fitocromului activ, cantitatea sa variind atît de mult?

Acest lucru devine posibil alegînd un punct fotostaționar, în care raportul fitocrom activ / fitocrom total are o valoare scăzută. Se pot folosi plante de muștar crescute la o temperatură de 25° și iradiate după 36 ore de la însămînțare cu lumină în roșu îndepărtat. Cantitatea totală de fitocrom din cotiledoanele plantulei este în acest caz practic constantă pentru un timp destul de îndelungat. La un minut după iradiere, se obține o situație stabilă; sinteza fitocromului inactiv echilibrează diminuarea ireversibilă a fitocromului activ; numai cîteva procente din fitocromul total se găsesc sub formă de fitocrom activ.

Fitocromul declanșează în plantă un mare număr de răspunsuri fotochimice care antrenează germinarea, creșterea frunzelor, alungirea tulpinilor, sinteza pigmenților. Specificitatea acestor răspunsuri nu depinde de fitocromul activ, care este probabil același în toată planta, ci depinde de celulă. Astfel, în funcție de celula în care se găsește, fitocromul activ va declanșa fie o alungire, fie o diferențiere, fie o sinteză. Dacă se studiază tulpina plantulei de muștar, se observă că, la 3 ore după iradiere cu lumină de roșu îndepărtat, toate celulele stratului subepidermic sintetizează un pigment roșu: antocianul, pe cînd unele celule ale epidermei formează peri. Fitocromul activ are numai acțiunea de declanșare. Specificitatea răspunsului celular, (formarea perilor și sinteza de antocian) depinde de stadiul de diferențiere a celulelor sau țesuturilor în momentul formării fitocromului.

În marea varietate de răspunsuri la acțiunea fitocromului activ, se pot distinge două categorii: fotorăspunsurile pozitive și fotorăspunsurile negative. Fotorăspunsurile pozitive se traduc prin inițierea proceselor de creștere și de biosinteză a compușilor organici. Fotorăspunsurile negative se caracterizează prin inhibarea proceselor de creștere și a altor activități fiziologice. Inhibarea creșterii tulpinilor (sau hipocotilelor) de exemplu, reprezintă un fotorăspuns negativ, iar sinteza de antocian un fotorăspuns pozitiv. Dar nu numai în interiorul aceluiași organ pot coexista fotorăspunsuri negative și pozitive; aceste tipuri de răspuns se regăsesc simultan și în interiorul aceleiași celule. Celula epidermică a tulpinii unei plantule de muștar poate răspunde fitocromului activ, fie prin formarea unui păr (fotorăspuns pozitiv), fie

prin diminuarea vitezei de creștere (fotorăspuns negativ). O celulă subepidermică a aceluiași organ va răspunde prin formarea de antocian și prin reducerea vitezei de creștere. Explicația este limpede: capacitatea unei celule de a răspunde fitocromului activ este specifică: celule diferite răspund în mod diferit și chiar în interiorul aceleiași celule, sisteme distincte răspund în manieră distinctă.

Se conturează însă două întrebări: cum intervine fitocromul în fotorăspuns? Care sînt sistemele de celule care răspund acțiunii fitocromului?

Au fost propuse mai multe modele privind acțiunea fitocromului. H e n d r i c k s și B o r t h w i c k au emis ideea că fitocromul ar face parte dintr-o membrană citoplasmică foarte sensibilă, iar prezența sa sub formă de PR sau PFR ar determina proprietățile acestei membrane, de exemplu, permeabilitatea sa la soluțiile nutritive. Molecula își schimbă forma cînd se transformă din PR în PFR, această transformare putînd crea un orificiu în membrană. Astfel, cu cît raportul PFR/PR este mai ridicat, cu atît membrana este mai permeabilă, ceea ce ar putea elibera enzimele și substraturile, permițîndu-le să reacționeze.

Pe baza acestor considerații teoretice ca și a rezultatelor experimentale, H a n s M o h r, a formulat o ipoteză proprie: în interiorul unei celule sau al unui țesut, fitocromul activ ar putea interveni rapid asupra unor enzime, declanșînd sinteza, reducîndu-le funcția catalitică în reacțiile chimice legate de morfogeneză. În același timp, fitocromul activ ar inhiba sinteza altor enzime, oprind astfel procesele pe care acestea le catalizează. Ar mai putea exista și alte enzime, asupra cărora fitocromul nu influențează.

H. M o h r a experimentat cu plantule de muștar care se comportă ca și majoritatea plantulelor de dicotiledonate (bogate în fitocrom) și care pot fi supuse unei analize la nivel molecular. Plantulele de muștar (*Sinapis alba* L) au fost crescute la întuneric (deci nu conțin fitocrom activ) și recoltate la 36 și 72 ore după însămînțare. În acest stadiu de dezvoltare, creșterea se efectuează în absența diviziunii celulare. Conținutul în ADN al organelor era deci constant. Cotiledoanele sau tulpinile (hipocotile) au servit drept sistem de referință pentru determinarea activității enzimatice.

Se știe că fitocromul activ induce sinteza antocianului, pigment din familia flavonoizilor. Cum fenilalanin — amoniacliaza, care catalizează transformarea fenilalaninei în acid transcinamic, este o enzimă cheie în biogeneza flavonoizilor, se poate considera că sinteza sa este indusă de fitocromul activ.

Într-adevăr, la plantula de muștar crescută la întuneric cu greu se poate detecta activitatea de care această enzimă este responsabilă, ceea ce se traduce experimental, prin faptul că o soluție de fenilalanină pusă în prezența unui extract de cotiledoane nu va putea fi transformată în acid transcinamic. Dar sub influența luminii, fitocromul activ poate declanșa rapid o activitate. Această intensificare a activității se datorește numărului de molecule de enzime. La acest rezultat au ajuns S c h o p f e r și H o c k, care marcînd molecula cu oxid de deuteriu, au demonstrat că fitocromul activ provoacă o veritabilă sinteză de fenilalanin-amoniumliază.

Un alt exemplu de enzimă indusă de fitocromul activ este și glicolat-oxidaza. Această enzimă, care se găsește tot în cotiledoanele de muș-

tar, este o flavoproteină care catalizează oxidarea glicolatului în glioxilat.

Glicolat-oxidaza a fost izolată din numeroase plante; ea pare a fi localizată în microorganite, cum sînt peroxizomii.

Sinteza glicolat-oxidazei poate fi indusă de către fitocromul activ în cotiledoanele plantulei de muștar; într-adevăr, cînd se face o iradiere în roșu îndepărtat, activitatea enzimatică (altfel spus, numărul de molecule de glioxilat care se formează pornind de la o soluție martor de glicolat aflată în prezența unui extract de cotiledon) crește de asemenea, dar în mai mică măsură decît la întuneric.

Fitocromul intervine mărind viteza de acumulare a enzimei și ridicînd nivelul maxim al activității enzimatice.

Cum se poate explica mecanismul de control al sintezei enzimatice prin radiațiile din roșu îndepărtat deci prin intermediul fitocromului? H. Mohr a obținut răspunsul la această întrebare studiind evoluția activității enzimatice pe baza extincției luminii din roșu îndepărtat. După 21 ore de iluminare, trecerea la întuneric are drept consecință oprirea sintezei enzimatice și stabilizarea activității, dar dacă iluminarea durează 48 ore extincția nu va influența evoluția activității enzimatice. Explicația constă în aceea că glicolat-oxidaza nu suferă nici degradare, nici inactivare; activitatea enzimatică finală este atinsă cînd sinteza de enzimă încetează. Factorii de represie, care sînt responsabili de oprirea sintezei glicolat-oxidazei în lumină roșie — întunecată — continuă, nu au legătură cu fitocromul.

La organismele pluricelulare se întîlnesc două tipuri de enzime inductibile: enzime foarte stabile (de tipul glicolat-oxidazei) și enzime cu o existență relativ scurtă (de tipul fenilalanin-amoniacliazei).

Din exemplele de pînă acum s-a putut constata că sinteza multor enzime este indusă de către fitocrom.

Există însă și situații în care sinteza enzimelor din cotiledoanele plantulei de muștar este oprită sau reprimată de către fitocromul activ. Astfel, sinteza de lipoxidază se oprește imediat după iluminarea în roșu îndepărtat, deci după formarea unei concentrații relativ scăzute, dar cu eficacitate ridicată și staționară de fitocrom activ. Această inhibiție poate fi menținută cel puțin 12 ore.

Nu toate enzimele se găsesc sub controlul fitocromului. Există, în afara enzimelor inductibile și represibile de către fitocrom, enzime a căror evoluție în timp, sinteză și degradare, nu este influențată de fitocrom.

Izocitratliaza este o enzimă a cotiledoanelor de muștar care răspunde tocmai acestor caracteristici: sinteza ei este total independentă de fitocrom, cu toate că activitatea sa enzimatică trece printr-un maxim în perioada de iluminare. Cu toate că majoritatea enzimelor sînt de tipul izocitratliazei — sinteza și localizarea lor în plante nefiind influențată de lumina din roșu îndepărtat — nu este mai puțin adevărat că aspectul general al unei plantule de muștar care a crescut la lumină în roșu îndepărtat diferă considerabil de aspectul unei plantule crescută la întuneric; cotiledoanele sînt mai dezvoltate, hipocotilul este mai scurt și acoperit cu peri. Fotomorfogeneza în care intervine fitocromul este categoric un fenomen specific, care

nu afectează neapărat toate aspectele metabolismului și constituției plantei.

Pe baza acestor rezultate se va putea explica într-un viitor apropiat totalitatea diferențelor de formă între două plantule care au crescut la întuneric și în lumină de roșu îndepărtat, ca un rezultat al sintezei și represiei diferitelor enzime.

În mod cert, fitocromul poate fi considerat ca un prototip de moleculă realizată în sistemele pluricelulare superioare. Este deci un „hormon local". Pentru acest motiv, o mai bună înțelegere a mecanismului său de acțiune la nivel molecular, în afara interesului pentru biologia vegetală, va îmbogăți cunoștințele noastre asupra principiilor care guvernează acțiunea efectorilor în reglarea dezvoltării, cum este aceea a hormonilor în embriogeneza animală. Cercetările asupra fitocromului trebuie să permită o mai bună înțelegere a bazelor moleculare ale dezvoltării în sistemele pluricelulare eucariote și a interacțiunii organismului cu mediul său de viață. Fenomenul de fotomorfogeneză în care intervine fitocromul oferă o ocazie unică de a apropia problemele biologice elementare de biologia moleculară și fizică.

FENOMENE CONTROLATE DE FITOCROM

a) **Germinarea semințelor.** Germinarea semințelor cu fotosensibilitate pozitivă este fenomenul tipic controlat de fitocrom, iar transformarea PR→PFR provoacă ieșirea din repaus.

Unele semințe sînt numai în aparență **„indiferente** la lumină" Faptul că ridicarea temperaturii la 30°C poate crea o nevoie de lumină și mai ales

faptul că roșul îndepărtat inhibă germinarea sugerează intervenția fitocromului. Este cazul semințelor de tomate și dovleac. Prezența PFR în aceste semințe s-ar datora formării acestui pigment în cursul maturării (în sămînță coaptă, reacțiile enzimatice sînt neglijabile).

La semințele cu „sensibilitate negativă" (inhibiție la lumină) ar exista, ca și în cazul semințelor preferențial indiferente, destul PFR pentru ca acestea să germineze la întuneric, iar lumina roșie ar provoca o formare excesivă de PFR, ceea ce ar induce o inhibiție secundară.

b) **Fotoperiodismul floral.** Reacția fotoperiodică a înfloririi pare de asemenea controlată de fitocrom, deoarece regăsim aici aceleași caracteristici ca și la germinare: spectre de acțiune cu antagonsim R — FR, slabe exigențe energetice.

La plantele de zi scurtă, o scînteiere de lumină roșie care inhibă nictiperioada inhibă și înflorirea. Înseamnă că în acest caz PFR este inhibitor.

La plantele de zi lungă, mai puțin studiate din acest punct de vedere, se observă efecte sensibil simetrice; PFR are un efect pozitiv noaptea (iluminare nocturnă), numai dacă nu intervine după un interval prea lung de întuneric și ziua, doar dacă hemeroperioada nu este de durată prea mare,

Astfel, reacția fotoperiodică relevă pe de o parte o variație periodică a conținutului în fitocrom activ (PFR) în cursul ciclului de 24 h, dar de asemenea un ritm intern de sensibilitate care face ca planta să reacționeze la PFR atît printr-o inhibiție a înfloririi (dominantă la plantele de zi scurtă), cît și prin inducție (dominantă la plantele de zi lungă).

c) **Creșterea.** Numeroase procese de creștere pozitiv sau negativ sensibile la lumină, sînt dependente de fitocrom:

— *inhibarea* prin lumină a mezocotilului embrionilor de graminee, a hipocotilelor (muștar) și internodurilor tinerelor plantule. Aceste efecte se opun simptomelor de etiolare (alungirea internodurilor și reducerea frunzelor la întuneric).

Dimpotrivă, fototropismul, foarte sensibil la lumina albastră nu poate fi atribuit fitocromului. Fotoreceptorul este necunoscut, dar se invocă deseori prezența flavoproteinelor. La plantule, a căror alungire este fotosensibilă, pe măsură ce plantula înaintează în vîrstă, fotosensibilitatea de tip fitocrom (marcată mai ales în roșu) se atenuează în profitul unei sensibilități de tip flavoproteinic (evidentă în albastru).

d) **Mișcări.** Majoritatea mișcărilor organelor sau organitelor sub efectul luminii sînt dirijate de fitocrom. De exemplu:

— fotonastiile care determină strîngerea (replierea) frunzelor sau foliolelor de la leguminoase, prin modificarea permeabilității care provoacă scăderea turgescenței pulvinulilor și turtirea pețiolurilor.

— rotația cloroplastelor în celule la alge, care au tendința, atunci cînd lumina este slabă, să se așeze perpendicular pe razele de lumină.

Dimpotrivă, deschiderea stomatelor nu pare dependentă de fitocrom, căci pe de o parte în lumină roșie ea face apel la energii mai mari, în raport cu acelea pe care le necesită fitocromul, iar pe de altă parte ea se produce și în galben (0,526 mm) cu o eficacitate aproape identică cu aceea din roșu, iar în albastru, cu o eficacitate mult superioară. Deschiderea stomatelor este deci un proces fotobiologic necomandat de fitocrom.

e) **Sinteza enzimelor și pigmenților.** Dintre numeroasele enzime și pigmenți a căror sinteză este condusă de fitocrom, cităm doar două exemple:

— inducerea sintezei de amilază* din cotiledoanele de muștar, ceea ce apropie acțiunea PFR de acțiunea giberelinei, a fenilalanin-amoniliazei (PAL).

— sinteza antocianilor, a flavonelor, (poate de asemenea a carotinoizilor).

Pentru clorofilă, a cărei sinteză necesită lumină, prima etapă, care duce la formarea de protoclorofilă, se află sub dependența fitocromului.

Dimpotrivă, etapa finală, trecerea de la protoclorofilă la clorofila însăși, deși stimulată de lumina roșie, nu are legătură cu fitocromul, căci efectul în roșu nu dobîndește reversibilitate prin aplicare de FR.

Localizare și modul de acțiune al fitocromului. Fitocromul este un pigment foarte larg distribuit în plante. Îl găsim din abundență la mugurii în creștere, în zona subapicală, în zonele meristematice și în organele de rezervă: tuberculi, bulbi, semințe.

Multitudinea intervențiilor fitocromului amintește de auxină, deși mecanismele de acționare sînt probabil foarte diferite și nu există relații între ele. Dar ca și în cazul auxinei sîntem tentați să ne imaginăm o acțiune la nivelul acizilor nucleici, care ar explica efectele sale asupra sintezei lor și o altă acțiune la nivelul permeabilității celulare, care ar fi legată de rolul său în fotonastii.

O dovadă directă a prezenței fitocromului în nucleu a fost dată de G a l s t o n (1968), care a

regăsit în secţiunile de nuclei ai celulelor plantelor etiolate de ovăz variaţii spectrale caracteristice fitocromului în urma iradierilor în R sau FR.

Fitocromul a mai fost semnalat şi în mitocondrii, cloroplaste şi chiar în citoplasma fundamentală.

Prezenţa fitocromului în plasmalemă a fost stabilită de mai mulţi autori. Vom cita ca exemplu lucrările foarte demonstrative ale lui Haupt (1969) pe *Mougeotia*, algă filamentoasă ale cărei celule nu conţin decît un mare cloroplast rectangular. Sub lumina R (de mică intensitate), cloroplastul se plasează perpendicular pe razele incidente, iar în FR acesta se orientează în plan paralel cu razele, (fig. 17.).

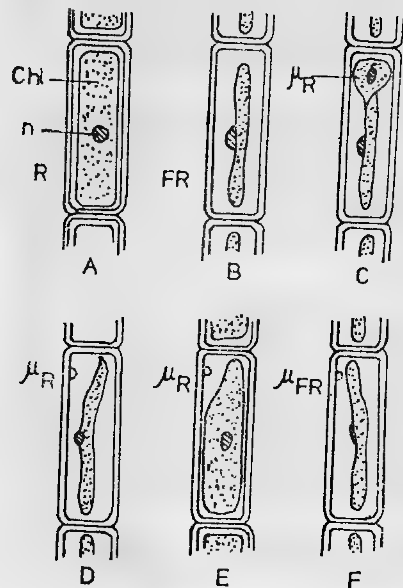


Fig. 17 — Acţiunea luminii asupra cloroplastelor la *Mougeotia*. A, iluminare din faţă în lumină roşie (R); *n*, nucleu; chl, cloroplast. B, iluminare din faţă în roşu îndepărtat (FR). C, microfascicul (R) de lumină roşie asupra plasmalemei (cloroplast anterior de profil). E, idem dar cloroplast anterior de faţă. F. microfascicul de FR asupra plasmalemei (cloroplast anterior de profil. (După Haupt din R. Heller, 1978).

S-ar părea că transformarea indusă de lumină din PR şi PFR, care antrenează o modificare a configuraţiei moleculei de fitocrom, provoacă o modificare a proprietăţilor sale fizice. Cîmpul electric din vecinătatea moleculelor fitocromului este modificat, de unde apar forţe de atracţie sau respingere care pot antrena mişcări ale cloroplastelor, dar care, de asemenea, ar putea fi făcute responsabile pentru variaţiile de permeabilitate ale membranelor.

O altă idee a mai fost la un moment dat lansată, în special pentru a se cunoaşte rolul fitocromului în înflorire; fitocromul ar acţiona prin intermediul giberelinelor sau al altor hormoni. Această ipoteză, care nu a primit încă un suport experimental, este puţin susţinută în prezent.

Cît priveşte fotoreceptorii care captează esenţial lumina albastră, natura lor nu a fost încă precizată; cu atît mai mult mecanismul acţiunii lor este necunoscut.

FITOHORMONII ŞI ÎNFLORIREA

S-a emis părerea că *florigenul* ar reduce activitatea auxinelor care inhibă înflorirea la o anumită concentraţie. O dovadă în acest sens este că pulverizarea plantelor cu substanţe antiauxinice stimulează uneori înflorirea.

O altă teorie presupune că în înflorire sînt implicate două trepte:

— una mediată de giberelină

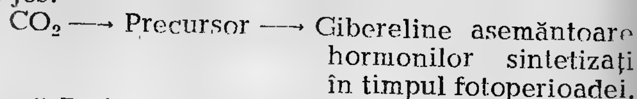
— alta mediată de antezină.

Împreună aceste două substanţe ar forma hormonul de înflorire cunoscut ca *florigen*.

La plantele de zi lungă există suficientă antezină, dar puţină giberelină; la plantele de zi scurtă, giberelina este în cantitate suficientă, iar antezina în cantitate mică. Astfel s-ar putea explica stimularea înfloririi la plantele de zi scurtă prin aplicarea giberelinelor. Este posibil ca pe cîteva căi, încă necunoscute, fitocromul să reacţioneze cu aceste substanţe, reglînd activitatea lor.

Aplicarea giberelinelor la cele mai multe plante de zi lungă provoacă înflorirea lor chiar cînd acestea sînt supuse unui ciclu noninductiv. În schimb la plantele de zi scurtă, giberelinele nu sînt capabile de a provoca înflorirea pe un ciclu noninductiv.

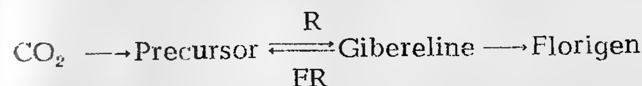
Giberelina totuşi, nu este un hormon floral, sau cel puţin nu este decît o cauză a înfloririi. Giberelina poate fi inclusă într-o schemă, ca aceea de mai jos:



După B r i a n, precursorul este fie stimulator, fie antagonist al înfloririi. Lumina roşie ar favoriza transformarea precursorului către giberelină. În perioada de întuneric reacţia ar decurge în sens invers; de la giberelină către precursor. În acest caz, radiaţia FR ar accelera reacţia.

Dacă se asociază sinteza florigenului cu acumularea giberelinei se poate formula o teorie care să includă ambii hormoni.

Astfel, se presupune că la plantele de zi lungă se menţine o concentraţie ridicată de giberelină pentru producerea de florigen. La plantele de zi scurtă această situaţie este inversată, un nivel scăzut al giberelinei fiind optim pentru înflorire. Totuşi, se produce destul florigen pentru ca înflorirea să se poată petrece atît în plantele de zi lungă, cît şi în plantele de zi scurtă.



Rezultatul cel mai spectacular al unei aplicări de giberelină este alungirea întrenodurilor, deseori mult mai puternică decît în cazul administrării de auxină. Giberelinele nu acţionează decît puţin sau deloc pe fragmente izolate de tulpină — dacă nu se administrează şi auxină concomitent, fapt ce pledează pentru un sinergism între auxină şi gibereline.

Alungirea internodurilor se datoreşte atît proliferării celulelor tulpinii cît şi alungirii lor. Această proliferare priveşte mai ales ţesuturile corticale şi epidermice, care sînt insensibile la auxină.

Acţiunea pe care o exercită asupra intrenodurilor ar putea explica efectele stimulatoare ale giberelinelor asupra înfloririi unor plante. La unele flori, ca cele de castravete, giberelina poate modifica dezvoltarea mugurilor florali în sensul unei sexualizări masculine (predominanţa staminelor), pe cînd auxina acţionează în sensul unei sexualizări femele.

IPOTEZE ASUPRA ÎNFLORIRII

Cum pot plantele să măsoare durata zilei? Iată o întrebare la care s-a căutat multă vreme un răspuns.

Numeroase exemple arată că plantele nu măsoară durata zilei ci durata întunericului (a nopţii). Astfel, la o plantă de zi scurtă înflorirea poate fi împiedicată, iar la o plantă de zi lungă poate fi provocată, dacă întrerupem noaptea cu lumină de durată foarte scurtă. Dimpotrivă plantele nu sînt afectate dacă o zi lungă este întreruptă de o perioadă scurtă de întuneric.

Ideea potrivit căreia procesul de înflorire se află sub controlul unei substanţe specifice a fost întîlnită pentru prima dată la Julius Sachs, care în secolul XVIII făcuse afirmaţia că la lumină frunzele produc cantităţi mici de substanţe direct implicate în formarea florilor. Mai tîrziu, această idee a fost preluată de Fischer şi Loew, care considerau că numai zaharurilor le revine rolul hotărîtor în înflorire.

Ipoteza intervenţiei unui hormon a fost pentru prima dată enunţată de Ceailahian, care a propus denumirea de florigen pentru această substanţă ipotetică.

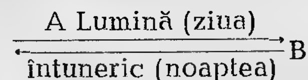
Ideea potrivit căreia diferenţierea organelor florale se găseşte sub controlul unui hormon este aplicabilă atît plantelor neutre, cît şi celor a căror înflorire este dependentă de durata fotoperioadei, dar sinteza hormonului are loc numai în condiţiile unei expuneri la o fotoperioadă adecvată.

Faptul că pînă acum un asemenea hormon nu a putut fi izolat ne conduce la ideea intervenţiei unor substanţe inhibitoare ale înfloririi.

O altă încercare de a da o explicaţie fenomenului înfloririi a fost aşa numita ipoteză a clepsidrelor.

S-a postulat că o substanţă A se transformă în decursul zilei într-o substanţă B sub acţiunea luminii, adică printr-un proces fotochimic.

La întuneric (noaptea) substanţa B dispare în urma unei reacţii chimice, trecînd probabil în substanţa A.



Dispariţia substanţei B poate fi comparată cu dispariţia nisipului din compartimentul superior al clepsidrei. S-a afirmat apoi că substanţa B favorizează înflorirea la o plantă de zi lungă, dar o inhibă la o plantă de zi scurtă.

Cînd în timpul unei experienţe cu o plantă de zi scurtă noaptea este întreruptă cu o scînteiere de lumină, A se transformă în B, iar durata de viaţă a lui B este prea scurtă pentru a permite înflorirea plantei. Putem considera că clepsidra este reinstalată prin iluminare.

Există unele rezultate experimentale care corespund ipotezei clepsidrei, dar şi altele care o

infirmă. Iată de exemplu, înflorirea plantei de zi scurtă, *Kalanchoe blossfeldiana*. Planta a fost supusă unui ritm de iluminare de 72 ore (3 zile) în loc de 24 ore (o zi normală). Dacă ipoteza clepsidrei este corectă, atunci planta trebuie să înflorească la o perioadă de lumină continuă de 12 h şi o perioadă de întuneric continuu de 60 h pe ciclul de 72 ore (în condiţii naturale, la un ciclu normal de 24 h planta înfloreşte cînd este expusă la 11 ore lumină şi 12 ore întuneric). Dar, după cum arată experienţa, planta n-a înflorit cînd a fost expusă la o perioadă de întuneric continuu de 60 ore (fig. 18.).

Dacă expunerea la întuneric se realizează la alte intervale ale perioadei de iluminare, planta nu mai înfloreşte.

Pentru a explica acest rezultat, B ü n n i n g a respins ipoteza clepsidrei şi a formulat o alta.

Conform ipotezei lui B ü n n i n g, plantele oscilează regulat între două stări fiziologice: faza fotofilă (iubitoare de lumină) şi faza skotofilă (iubitoare de întuneric). El a propus existenţa unui ceas circadian care ar imprima alternanţa unei perioade de 12 ore (skotofilă) în care lumina inhibă înflorirea cu o perioadă de 12 ore (fotofilă) cînd lumina stimulează procesele de înflorire. Comportarea plantelor de zi scurtă este explicată considerîndu-se că înflorirea se produce numai cînd perioada de lumină se suprapune perfect cu perioada fotofilă. Ipoteza lui B ü n n i n g a fost acceptată, cu toate că numeroase cercetări ulterioare i-au adus diferite amendamente. Astfel lumina acţionează atît ca inductor fotoperiodic (cînd ea se suprapune cu partea sensibilă la lumină a ciclului) cît şi ca un agent care determină

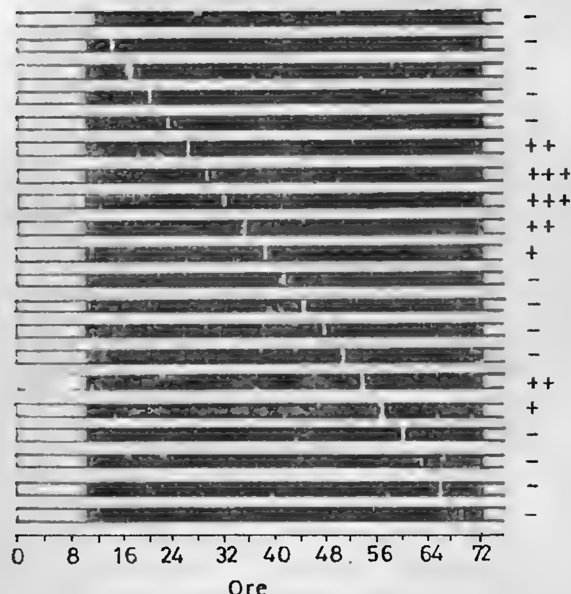


Fig. 18 — Înflorirea în zi scurtă a plantei *Kalanchoë*, cultivată într-un ritm de trei zile cu 11,5 ore de lumină alternînd cu 60,5 ore de întuneric, întrerupte la diferite intervale de către o 1/2 oră lumină. Zonele închise şi cele albe arată durata întunericului şi luminii, în cele 20 de experienţe efectuate. În partea dreaptă este indicată înflorirea obţinută: — nici-o înflorire; +,++,+++ diferite grade de înflorire în ordine crescîndă (după E. Bünning din L. O. Björn, 1976)

cu precizie momentul de desfăşurare a fazelor sensibile la lumină. Este posibil ca fitocromul să acţioneze în cooperare cu acest mecanism de timp. El poate reprezenta o parte a mecanismului prin care lumina antrenează ritmul fază fotofilă, — fază skotofilă.

Dacă o plantă este expusă la lumină în timpul fazei fotofile atunci înflorirea este favorizată, dacă lumina este administrată în timpul fazei skotofile, înflorirea este inhibată. Alternanța dintre cele două faze este reglată de un ceas intern (endogen), iar în condiții constante oscilația are loc cu un ritm de 24 h. În condiții naturale „ceasul" este schimbat de la întuneric la lumină. Această oscilație este valabilă atît pentru plantele de zi lungă cît și pentru plantele de zi scurtă.

Deosebirea dintre cele două tipuri de plante constă în aceea că ceasul lor se potrivește pe căi diferite. La plantele de zi scurtă oscilația începe în faza fotofilă, pentru ca 12 ore mai tîrziu, să se schimbe în faza skotofilă. La plantele de zi lungă, faza fotofilă atinge maximul ei în 12—20 ore de la începerea perioadei de iluminare, pentru ca apoi să se schimbe în faza skotofilă.

Putem menționa că multe plante de zi scurtă au nevoie de o anumită lumină pentru a înflori, chiar dacă, nutriția organică este realizată artificial, pentru a le face independente de fotosinteză. De aceea, la unele plante, chiar o singură scînteiere de lumină (flash) o fracțiune de secundă este suficientă pentru a provoca înflorirea.

Este ca și cum efectul flash-ului ar fi să pornească „ceasul" lăuntric, alternanța ritmică dintre cele două faze fiziologice.

Teoria lui Bünning este sprijinită și de existența unor ritmuri interne (endogene) bazate pe interdependența orelor biologice cu cele astronomice, ale diferitelor procese fiziologice specifice plantelor (mișcările frunzelor, modificări ale metabolismului).

Cu toate că ne aflăm în fața a numeroase teorii referitoare la etapele care conduc la înflorire sîntem totuși încă departe de cunoașterea deplină a căilor biochimice implicate.

Deși nici una din ipotezele menționate nu poate explica în toate detaliile complexitatea proceselor fiziologice ale răspunsului fotoperiodic, care duc la formarea florilor, totuși, pe temeiul a numeroase fapte experimentale, au fost acumulate foarte multe date și cunoștințe care vor permite în viitor elucidarea antezei.

FOTOPERIODISMUL ŞI FERTILITATEA

Faza finală în dezvoltarea florii este producerea de stamine fertile şi carpele. O intensitate inadecvată a inducerii poate conduce către un fenomen complet sau parţial de avortare a florilor. Cînd inducerea este minimă, florile avortează timpuriu. Cînd inducerea este mai puternică, florile se dezvoltă, dar sporogeneza poate fi inhibată, microsporogeneza fiind mai sensibilă. În mod cert, atît dezvoltarea anterelor, cît şi a carpelelor, răspund la durata zilelor.

Efectul unui număr insuficient de cicluri fotoinductive asupra microsporogenezei a fost studiată la două plante de zi scurtă, *Glycine* şi *Cosmos sulphureus*. Cînd plantele de *Glycine* erau menţinute cinci zile în regim de zi scurtă, înainte de a fi transferate în zile lungi, ţesutul sporogen nu se putea dezvolta dincolo de o profază incipientă a meiozei; la un regim de 6—10 zile scurte degenerarea se producea într-un stadiu mai avansat, după încheierea unei meioze normale. Chiar la un regim de 10 zile scurte s-a putut evidenţia un procent ridicat de microspori degeneraţi.

La *Zea mays* ca şi la alte plante din aceeaşi familie, fertilitatea polenului este modificată de factorii mediului înconjurător şi în special de către regimul fotoperiodic. Există în acest caz perioade specifice de dezvoltare, în cursul cărora inflorescenţa este susceptibilă la modificări. Perioada efectivă de inducere a sterilităţii polenului începe la scurt timp după iniţierea inflorescenţei terminale, cînd transferul în regim de zile scurte combinat cu o temperatură scăzută în timpul nopţii ducea la sterilitatea întregii inflorescenţe.

Totuşi, la porumb *(Zea mays)*, durata zilelor care accelerau înflorirea nu era tot aceea care favoriza şi fertilitatea polenului. Sterilitatea polenului fotoperiodic indusă poate fi pusă în legătură cu o sumă de aberaţii citologice, datorate unei deficienţe în sinteza ARN (acid ribo-nucleic) şi proteine.

Există relativ puţine date referitoare la mecanismul reglării fotoperiodice a fertilităţii. Efectele zilelor lungi nu sînt puse totdeauna pe seama duratei, ci mai mult pe seama cantităţii de lumină.

Efecte similare au fost observate la plantele monoice. Regimul de zi scurtă imprima scăderea numărului de flori mascule în favoarea celor femele. Astfel, la *Zea mays*, unele flori ale inflorescenţei teminale mascule se metamorfozau în flori femele.

La *Xanthium*, numărul inflorescenţelor staminale şi carpelare (mascule şi femele) care se dezvoltă, depinde de numărul zilelor scurte primite. Plantele care primesc un singur ciclu inductiv se dezvoltă încet şi produc 10 inflorescenţe mascule şi 6 femele; plantele crescute continuu în regim de zile scurte produc 4 inflorescenţe mascule şi 13 inflorescenţe femele de fiecare plantă. O diferenţă pronunţată în balanţa exprimării sexuale a

fost observată la două ramuri de *Ambrosia trifida* expuse la fotoperioade de 6 şi respectiv 15 ore. Ramura din zi scurtă prezenta o accelerare a dezvoltării florilor femele şi o suprimare a inflorescenţelor terminale mascule, pe cînd ramura din zi lungă producea numai flori mascule. La planta monoică de zi scurtă *Begonia*, situaţia este cu totul diferită, feminizarea cea mai pronunţată înregistrîndu-se în condiţii critice pentru înflorire, anume în regim de zile lungi şi temperatură ridicată.

La Chrysanthemum, influenţa fotoperioadei asupra producerii de flori hermafrodite sau femele în inflorescenţă are o importanţă practică deosebită. Unele varietăţi care sînt induse spre sfîrşitul anului, cînd zilele sînt scurte, produc un mare număr de flori hermafrodite (dispuse central) şi mai puţine flori femele (dispuse radiar). Florile cu poziţie centrală se pot dezvolta în sens hermafrodit sau femel, în funcţie de condiţiile fotoperiodice, zilele lungi favorizînd florile ligulate (cu poziţie radiară), iar zilele scurte favorizînd florile tubuloase (cu poziţie centrală). Creşterea numărului de flori ligulate şi scăderea numărului de flori tubuloase se obţine la multe varietăţi cînd regimul de zile lungi urmează iniţierii florale. Un asemenea tratament prezintă o certă valoare practică.

Cu toate că iniţierea inflorescenţei de la *Dahlia* (dalia) este în contrast cu cea de la *Chrysanthemum*, favorizată de un regim de zile lungi sau de întreruperea nopţilor, efectul duratei zilelor asupra proporţiei de flori ligulate şi tubuloase este similar. Aplicarea unui tratament bazat pe întreruperea perioadei de întuneric cu lumină fluorescentă timp de 2 ore toamna sau primăvara ducea

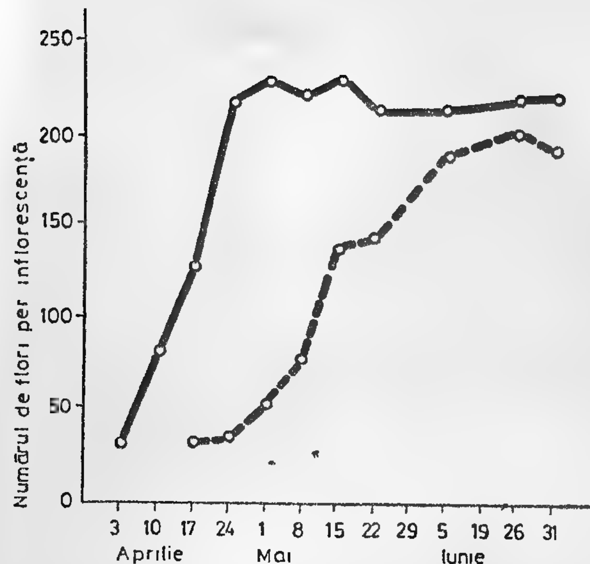


Fig. 19 — Efectul fotoperioadei asupra producerii de flori ligulate (radiale) la *Dahlia*. Plantele erau crescute în lumină naturală cu sau fără întreruperea perioadei de întuneric cu lumină fluorescentă (după Canham, 1969).

la creşterea numărului de flori ligulate comparativ cu zilele naturale (fig. 19). Iarna, florile puteau fi iniţiate numai prin întreruperea perioadei de întuneric. Acest răspuns la durata zilei are de asemeni implicaţii de ordin practic.

Toţi regulatorii de creştere par să influenţeze sexualitatea în oarecare măsură. Substanţele cele mai eficiente în acest sens par a fi auxinele şi etilenul, ambele acţionînd în direcţia feminizării florilor. Atît producerea de etilen, cît şi cantita-

tea de auxină existentă sînt afectate de durata zilelor. De exemplu, o intensificare a producerii de etilen și o creștere a cantității de auxină în regim de zi scurtă este în legătură cu efectul zilelor scurte asupra accentuării feminizării la *Cucumis sativus.*

RELAȚIA FOTOPERIODISM-VERNALIZARE ȘI IMPORTANȚA FOTOPERIODISMULUI

Fotoperiodismul intervine încheind inițierea florală, începută cu vernalizarea. După vernalizare, nici o transformare nu apare evidentă în meristemul vegetativ care a atins capacitatea de înflorire. Inițierea florală este însă încheiată, iar pentru dezvoltarea primordiilor sînt suficiente condiții favorabile creșterii și mai ales este necesar să nu survină o perioadă de repaus.

Dar, așa cum vernalizarea nu este necesară tuturor speciilor, nici exigențele fotoperiodice nu sînt generale. Astfel, *Hyosciamus niger*, *Oenothera biennis* necesită atît vernalizare, cît și inducție fotoperiodică. Majoritatea varietăților de tomate, *Euphorbia*, nu au cerințe nici în privința vernalizării, nici a inducției fotoperiodice. De asemenea, nu se cunosc raporturi precise între cerința de vernalizare și caracterul hemeroperiodic sau nictiperiodic. Singura regulă aproape generală este aceea că plantele care au nevoie absolută de vernalizare și au și exigențe fotoperiodice sînt plante de zi lungă; crizantemele însă, deși plante de zi scurtă, au nevoie absolută de vernalizare.

Diversitatea de reacții ale plantelor la fotoperiodicitate face ca fotoperiodismul să nu poată fi con-

siderat ca un caracter adaptativ necesar plantelor din regiunile temperate, unde inegalitățile zilelor și nopților se supun unui anumit ritm anual.

Practicienii folosesc fotoperiodismul pentru a grăbi sau întîrzia înflorirea. Iluminări de intensitate redusă, permit prelungirea zilelor (sau întreruperea nopților), creîndu-se astfel condiții de „zi lungă"; acoperirea plantelor la o anumită oră din zi permite dimpotrivă, obținerea artificială de „zile scurte". Ca exemplu, se poate cita utilizarea elicopterelor prevăzute cu far notativ și care survolează noaptea culturile de trestie de zahăr (plantă de zi scurtă), fapt ce întîrzie înflorirea și menține trestia în stare vegetativă, timp în care ea acumulează zahărul în măduvă. În mod asemănător, iluminarea sau acoperirea ghivecelor de crizanteme permite inducerea înfloririi la o dată anumită, cînd cerințele pieții sînt maxime.

Deși încă nu cunoaștem totul în privința cauzei interne a stării de repaus, totuși există multe procedee pentru întreruperea sa artificială. Majoritatea acestor procedee decurg din dorința de a avea plante înflorite în timpul iernii, cînd sînt foarte mult apreciate.

Cele mai importante procedee sînt eterizarea și baia caldă. Pentru eterizare se pun ramuri de liliac, rizomi de lăcrimioare în cutii compacte de lemn cu capace, închise ermetic, iar alături se pune un vas cu eter sulfuric. Planta este menținută în vapori de eter 1—2 zile, după care este dusă într-o seră caldă. După scurt timp, mugurii pornesc să crească și planta înflorește, în timp ce plantele de control care se află în aceleași condiții, dar nu sînt supuse acțiunii eterului, rămîn mai departe în stare de repaus.

Metoda bazată pe baia caldă este și mai simplă. Părțile supraterane ale plantei se scufundă în apă caldă la temperatura de 30—35°C timp de 9—12 ore, după care plantele sînt mutate în condiții favorabile procesului de creștere. Este interesant de remarcat că atît efectul apei calde, cît și efectul eterizării sînt strict locale și grăbirea înfloririi se observă numai la mugurii și ramurile care au fost supuse direct acțiunii acestor excitanți. Dacă ramurile de liliac sînt așezate astfel ca o parte din ramuri să fie în apa caldă, iar cealaltă parte, înafara apei, atunci după cîteva zile se observă o diferență foarte pronunțată între ramurile tratatate și cele netratate. (fig. 20).

Mai există și alte procedee pentru a scoate mugurii plantelor din starea de repaus. Se poate ac-



Fig. 20 — Scoaterea din repaus a unei ramuri de liliac. Înflorește numai ramura tratată (cu o baie de apă caldă la 30—35°C, după Duggar, după Guillermond și Mangenot, 1941)

ţiona cu vapori de acid cianhidric, timol, camfor, acetonă, fum de tutun, etc.

Temperatura scăzută este un alt factor care poate produce ieşirea mugurilor din repaus. Astfel, Howard constatase în 1910, făcînd un studiu statistic asupra cîtorva sute de specii, că la sfîrşitul lunii octombrie 53% aveau mugurii ieşiţi din repaus, iar la jumătatea lui ianuarie procentul urca la 86%. De aceea, putem afirma că mugurii ies din repaus în cazul în care toamna debutează cu o temperatură scăzută. Sînt suficiente apoi cîteva zile călduroase la sfîrşitul toamnei pentru ca mugurii să se deschidă, lucru foarte riscant avînd în vedere eventualitatea ca iarna să se instaleze imediat după aceea.

Uscăciunea poate determina şi ea ieşirea din repaus. Astfel se întîmplă cu mărul, liliacul sau castanul care au parcurs o toamnă uscată, urmată de o ploaie puternică.

Un alt exemplu l-ar putea constitui cazul liliacului, care îşi formează primordiile florale foarte devreme; în august deja, mugurii florali sînt apţi de înflorire. Dar ei intră apoi în repaus. Pentru a obţine flori în acest moment, este suficient să se supună mugurii de liliac la acţiunea frigului.

Nu este pe deplin lămurit încă mecanismul acestor excitaţii. Unii autori presupun că excitanţii măresc permeabilitatea protoplasmei şi astfel substanţele inhibitoare ale creşterii sînt înlăturate. Alţii presupun că se intensifică procesele oxidative din celule şi prin aceasta stimulează activitatea lor vitală. Se mai invocă adesea, o scădere a cantităţii de acid abscisic sub influenţa tratamentelor de forţare, sau o creştere a cantităţii de gibereline, a căror acţiune este adesea opusă celei a acidului abscisic; ar mai putea fi vorba de o creştere a cantităţii de citochinine, dar aceasta este mai puţin probabil.

Studiind acţiunea eterizării şi a altor mijloace de întrerupere a stării de repaus, la date diferite, în cursul toamnei şi iernii, nu este greu să deducem că ele nu au aceeaşi eficacitate în toate perioadele. Aceasta, deoarece însăşi starea de repaus nu este aceeaşi tot timpul. Procedeele menţionate au eficacitate mai mare la începutul sau la mijlocul iernii, cînd plantele se află în stare de repaus profund. În stadiul pregătitor, prin care mugurii copacilor noştri trec vara, se poate realiza uşor întoarcerea lor la viaţa activă. Este suficient să rupem frunzele şi mugurii pornesc, adesea, fără nici o acţiune specială, în mijlocul verii şi dau o creştere secundară. Toamna, după căderea frunzelor, perioada de repaus este cea mai profundă. În acest caz, pentru pornirea timpurie a mugurilor este nevoie de stimulatorii cei mai puternici. La sfîrşitul iernii şi la începutul primăverii, mugurii ies treptat din starea de repaus şi, prin aşezarea lor în condiţii de temperatură şi umiditate prielnice creşterii, pornesc fără nici un stimulent. În acest stadiu de repaus, stimulenţii obişnuiţi îşi pierd importanţa lor şi nu grăbesc în nici un fel deschiderea mugurilor.

INDEX DE TERMENI

Antere: partea staminei care generează polenul.
Anteza: perioada de înflorire a plantelor superioare.
Antociani: pigmenţi foarte răspîndiţi la plante, care dau colorația fructelor, frunzelor şi florilor. Fac parte din grupa glucosizilor, substanţe formate din unirea glucozei cu o grupare agluconică.
Auxine: grup de substanţe formate în părţile active de creştere din plante, care au capacitatea de a influenţa creşterea şi dezvoltarea.
Carpele: unitatea de bază a gineceului (organ de reproducere feminin).
Ciclu inductiv: numărul minim de zile scurte, necesar plantelor de zi scurtă pentru a înflori; numărul minim de zile lungi necesar plantelor de zi lungă pentru a înflori.
Citochinine: grup de substanţe hormonale care se găsesc în drojdii, bacterii, plante verzi; influenţează diviziunea celulară.
Dioic: organismul vegetal cu organe de reproducere unisexuate.
Epicotil: axa de deasupra cotiledoanelor; mezocotil: axa intermediară; hipocotil: axa de sub cotiledoane.
Fertilitate: capacitatea unor formaţiuni de a genera noi organisme.
Fitocrom: un pigment vegetal care constă dintr-o proteină şi un cromofor.
Fotoperiodism: orice răspuns ritmic al plantelor sau animalelor la diferite perioade de lumină şi întuneric.
Fotoreceptor: pigment care absoarbe radiaţii din spectrul vizibil.

Fotosinteza: procesul biologic prin care plantele transformă bioxidul de carbon şi apa în glucide prin utilizarea energiei solare, absorbită de către clorofilă.

Gibereline: grup de substanţe hormonale care se găsesc în mod natural în plante; influenţează creşterea prin alungire.

Inducţie fotoperiodică: aplicarea unui tratament fotoperiodic convenabil care declanşează înflorirea.

Ligula: formaţiune scvamoasă aflată la baza florii.

Macrosporogeneza: procesul de diferenţiere a macrosporilor.

Meioza: procesul de diviziune celulară prin care numărul de cromozomi este înjumătăţit în timpul formării celulelor reproducătoare.

Meristem: ţesut embrionar, nediferenţiat.

Microsporogeneza: procesul de diferenţiere a microsporilor.

Monoic: organismul vegetal care cuprinde organe de reproducere mascule şi femele.

Plante nictiperiodice: plante de zi scurtă.

Plante hemeroperiodice: plante de zi lungă.

Pigment: orice substanţă colorată; un compus care absoarbe anumite lungimi de undă din spectrul vizibil şi le reflectă pe altele.

Primordii: prima manifestare decelabilă a unui organ sau unei structuri în dezvoltare embrionară.

Sporogeneza: procesul de diferenţiere a sporilor (granule de polen).

Stamine: organ de reproducere în care se diferenţiază polenul.

Vernalizare: controlul aptitudinii de înflorire, dobîndită prin expunere temporară la temperatură naturală sau artificială, pozitivă, joasă.

CUPRINS

Introducere 5
Rolul luminii în dezvoltarea plantelor 9
Fotoperiodismul — definiţie, clasificarea plantelor după cerinţele lor faţă de lumină 17
Latitudinea şi înflorirea 21
Importanţa perioadei de întuneric şi a perioadei de lumină 25
Importanţa perioadei de întuneric 25
Importanţa fotoperioadei 27
Cicluri fotoinductive 31
Perceperea stimulului fotoperiodic şi prezenţa unui hormon floral 34
Formarea stimulului floral 40
Influenţa luminii asupra stimulului floral . . . 41
Căile de conducere a stimulului floral 42
Relaţiile între deplasarea stimului floral şi circulaţia sevei elaborate 44
Impresiunea fotopreiodică 47
Calitatea luminii şi fotoperiodismul 50
Fenomene controlate de fitocrom 64
Fitohormonii şi înflorirea 69
Ipoteze asupra înfloririi 72
Fotoperiodismul şi fertilitatea 78
Relaţia fotoperiodism-vernalizare şi importanţa fotoperioperiodismului 88
Index de termeni 89

Redactor: Dr. ing. NELI CĂLIN
Tehnoredactor: STELIANA PARIZIANU

Bun de tipar 25.05.1982. Apărut 1982. Coli editoriale 3,75
Coli de tipar 2,875

Intreprinderea Poligrafică Cluj, str. B-dul Lenin 146
Municipiul Cluj-Napoca
Republica Socialistă România
Comanda Nr. 197/1982





Cartea tratează, pe înţelesul tuturor, relaţiile complexe ce se stabilesc între plante şi condiţiile de mediu, insistînd asupra importanţei luminii în fotosinteză şi înflorire.

Editura Ceres

Lei 4,25